

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DE LA PHÉNOLOGIE DE L'HÔTE SUR LE DÉVELOPPEMENT DU
CHARANÇON DU PIN BLANC (*PISSODES STROBI*, PECK)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SARAH CHABOT

JUILLET 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui ont contribué à la mise en œuvre de ce mémoire. D'abord mes directeurs Yves Mauffette de l'UQÀM et Robert Lavallée du Centre de Foresterie des Laurentides, sans qui ce travail n'aurait pu être. Ils m'ont donné généreusement de leur temps et de leur expertise, en plus de leur belle humanité. Je tiens à remercier aussi Charles Coulombe pour tout son travail, son temps, ses conseils et sa générosité et avec qui travailler est si agréable, sur le terrain comme en laboratoire. Il m'aurait également été difficile de compléter ce mémoire sans l'expertise en statistique de Michèle Bernier Cardou et d'Anne-Sophie Charest. J'ai aussi bénéficié de l'aide de nombreux collègues de laboratoire: Isabelle Paquin et Olivier Habrylo au Centre de Foresterie des Laurentides qui ont bien souvent mis la main à la pâte et Fatiha Bensadia, Elsa Étilé, Daniel Charbonneau à l'UQÀM sans qui l'expérience de la maîtrise eût été moins riche. Bien sûr, je me dois de remercier aussi ma famille et mes amis qui m'ont encouragée dans cette voie en particulier mes parents, ma sœur Viviane et mon copain François.

AVANT-PROPOS

L'auteure principale de cette publication est moi-même, puisque j'ai effectué l'entière gestion des bases de données ainsi que toutes les analyses statistiques et la rédaction de l'article en entier. Les deux coauteurs, soient mon codirecteur Robert Lavallée et mon directeur Yves Mauffette ont participé en proposant l'idée de base de l'expérience, en émettant leurs commentaires et en effectuant les révisions nécessaires. Ce manuscrit est présenté sous forme d'un mémoire de publication. Il comporte une introduction générale du contexte théorique dans lequel se situe l'étude et un chapitre sous forme d'article, rédigé en français et qui devrait être soumis en 2008 pour publication à la revue *Agricultural and Forest Entomology* une fois traduit en anglais. Ensuite l'article est suivi d'une conclusion générale rappelant les objectifs de l'étude et les principaux résultats qui en sont dégagés.

TABLES DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ	ix
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I.....	13
1.1. Résumé :.....	13
1.2. Introduction :.....	14
1.3 Matériel et méthode :	18
1.4 Résultats :.....	28
1.5 Discussion :	46
1.6. Conclusion :	52
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	55
ANNEXE A	
DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET DÉTAILS DES ANALYSES DE LA VARIANCE SUR LE CHARANÇON DU PIN BLANC.	56
ANNEXE B	
DÉTAILS DES ANALYSES SUR LES DONNÉES DE CHIMIE RÉCOLTÉES EN 2006.....	66
LISTE DES RÉFÉRENCES :	72

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Performance de ponte A) et d'émergence B) du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège selon la date d'introduction pour l'expérience de 2005.....	29
1.2 Taux d'émergence du charançon du pin blanc (nombre d'adultes émergés/nombre de trous de ponte) sur des flèches d'épinette de Norvège en 2005.	30
1.3 Performance de ponte des adultes du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) pour l'expérience de 2006.	31
1.4 Performance d'émergence du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) en 2006.	32
1.5 Taux d'émergence du charançon du pin blanc (nombre d'adultes émergés/nombre de trous de ponte) sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) en 2006.	33

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Sources de variations et degrés de libertés qui y sont associés pour les principales variables dépendantes: taux d'éclosion, temps de développement et poids des insectes.	26
1.2 Temps de développement (degrés-jours, seuil de 5°C) des insectes émergés de flèches d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et d'épinette de Norvège et de pin blanc pour les expériences de 2006.	34
1.3 Poids (g) des adultes émergés de flèches d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et d'épinette de Norvège et de pin blanc pour les expériences de 2006.	345
1.4 Performance du charançon du pin blanc sur les flèches d'hiver d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et 2006 en regard avec différentes variables.	41
1.5 Diamètre (mm) des flèches d'épinette de Norvège utilisées pour l'expérience de 2005 selon la date d'introduction et différents types de flèches.	42
1.6 Pourcentages d'azote dans l'écorce interne de flèches latérales et terminales d'épinette de Norvège et de pin blanc mesurés en 2006 à différentes périodes durant la saison de croissance. Deux expériences sont montrées.	44
1.7 Pourcentages d'humidité dans l'écorce interne de flèches latérales et terminales d'épinette de Norvège et de pin blanc mesurés en 2006 à différentes périodes durant la saison de croissance. Deux expériences sont montrées.	45
A.1 Moyenne des températures durant les périodes de ponte pour les deux années d'expériences.	57
A.2 Analyse de la mortalité des insectes introduits.	57

A.3	Analyse du sexe des adultes de charançon du pin blanc émergés de flèches d'épinette de Norvège en 2005.....	58
A.4	Ratio du nombre de mâles par rapport au total des insectes émergés de flèches d'épinette de Norvège durant l'expérience de 2005.	58
A.5	Analyse de la ponte du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	59
A.6	Analyse de l'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.	60
A.7	Analyse du taux d'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.	61
A.8	Analyse du temps de développement du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.	63
A.9	Analyse du poids des charançons émergés de flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	64
B.1	Analyse de la corrélation de la teneur en azote dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006.	67
B.2	Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales d'épinette de Norvège et de pin blanc récoltées en 2006, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc.....	67
B.3	Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.	68
B.4	Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.	68

B.5	Analyse de la corrélation de la teneur en eau dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006.	69
B.6	Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc.....	69
B.7	Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures d'épinette de Norvège et de pin blanc situées à St-Alban et St-Lambert.	70
B.8	Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures d'épinette de Norvège et de pin blanc situées à St-Alban et St-Lambert.	70

RÉSUMÉ

Le charançon du pin blanc (*Pissodes strobi* Peck) est un insecte de l'écorce que l'on retrouve dans la partie nord de l'Amérique du Nord. Dans la partie orientale de sa distribution, il est un problème pour les plantations d'épinette de Norvège et de pin blanc. Au printemps, il attaque les flèches terminales de ces derniers, ralentissant leur croissance et les tuant. Cette étude vise à déterminer si le charançon est soumis au phénomène de fenêtre de susceptibilité phénologique. La phénologie est la science qui étudie la répartition dans le temps des phénomènes périodiques caractéristiques du cycle vital des organismes. Le test a été effectué sur deux de ses hôtes: l'épinette de Norvège et le pin blanc, une espèce hôte exotique et une espèce indigène respectivement. Il s'agit de vérifier si le rythme de développement du charançon doit s'ajuster à la phénologie de ses hôtes pour profiter des meilleures conditions et maximiser sa fitness. Ce phénomène est connu pour des espèces folivores mais peu pour des insectes s'alimentant de l'écorce. Pour ce faire, sa performance a été évaluée de la ponte jusqu'au stade adulte pour trois dates d'introduction (mai, juin et juillet) en plantation près de Québec en 2005 et en 2006. En plus de flèches intactes, des flèches ayant été coupées durant l'hiver et des flèches ayant été coupées le jour de chacune des introductions ont été utilisées comme témoins de la performance du charançon. 10 répliques ont été récoltées. Les concentrations en azote et la teneur en eau de la couche subcorticale ont été analysées chimiquement, nous renseignant sur sa qualité nutritionnelle pour le charançon. Le taux d'émergence est obtenu à partir du ratio du nombre d'adultes émergés et du nombre d'œufs pondus par flèche. Les résultats montrent que le nombre de trous de ponte et le nombre d'adultes émergents diminue significativement en fonction du temps, mais pas le taux d'émergence. La survie des œufs n'est donc pas significativement affectée par la période de ponte. La performance de ponte et d'émergence est progressive et linéaire de mai à juillet. La variable qui affecte le plus la performance de l'insecte est le type de flèche. La performance est maximale lorsque la flèche est coupée lors de l'introduction. La différence majeure qui existe entre la flèche intacte et coupée est la pression de résine dans les canaux qui est pratiquement nulle dans la flèche coupée. Ceci montre à quel point cette défense est nuisible pour l'insecte, et ce dès la ponte. La performance de ponte et d'émergence sur le pin a été inférieure à celle sur l'épinette de Norvège. Cette dernière est donc un meilleur hôte pour le charançon. Bien que la période de ponte influence significativement la performance reproductive, l'insecte n'est pas contraint à l'intérieur d'une période de ponte restreinte. L'avantage pour l'insecte de pondre tôt en saison ne semble pas un facteur important de la dynamique de la population comme c'est le cas pour certaines espèces folivores.

Mots-clés : relation plante-insecte, *Pissodes strobi*, synchronisme phénologique, *Picea abies*, *Pinus strobus*.

INTRODUCTION

Problématique :

La synchronisation des insectes phytophages avec le développement de l'hôte a fait l'objet de plusieurs études. Cette synchronisation joue un rôle clé dans la survie et la dynamique de certaines populations d'insectes (Hunter 1992). Les études de Hunter (1992) et Hunter et Elkinton (2000) démontrent que des populations de lépidoptères phytophages sont affectées par le degré de synchronisation avec leur hôte. De plus, Lawrence *et al.* (1997) ont observé que la variation saisonnière de la chimie foliaire est hautement corrélée avec la performance d'insectes qui se nourrissent de la feuille.

Les insectes phytophages sont limités dans leur développement par plusieurs facteurs. Chez la spongieuse *Lymantria dispar* L. (Hunter et Elkinton 2000) et la phalène brumeuse *Operophtera brumata* L. (Hunter *et al.* 1997) la date d'éclosion des œufs doit être synchronisée avec la disponibilité de la nourriture pour que les larves puissent s'alimenter. Des cas d'asynchronie ayant été funeste pour les larves ont été observés chez des espèces folivores dont l'hôte est caduc (Hunter 1992). On assiste, avec certaines espèces, à d'importantes fluctuations de population d'une année à l'autre, selon le degré de synchronisme de l'hôte et de l'insecte (Hunter 1990; Hunter et Elkinton 2000; Kurota et Shimada 2002) comme c'est le cas pour la spongieuse (*L. dispar*) (Hunter et Elkinton 2000) et la phalène brumeuse (*O. brumata*) (Feeny *et al.* 1976). Dans un climat tempéré froid, c'est la chaleur qui limite la date d'éveil des insectes au printemps (Belyea et Sullivan 1956). Les insectes doivent accumuler suffisamment d'énergie pour s'activer, se développer et pondre (Hulme 1995). Les plantes quant à elles sont aussi dépendantes de la température pour activer leur métabolisme et amorcer la croissance saisonnière. Elles sont par contre davantage sensibles à la température dans le sol, où se trouvent leurs racines. Les conditions météorologiques n'influencent donc pas les plantes et les insectes de la même façon. Les insectes phytophages ont avantage à synchroniser leur développement avec leur plante hôte, mais ne peuvent y parvenir parfaitement. De plus, une population de plantes a un éventail varié d'initiation et de taux de

développement entre les individus (van Asch et Visser 2007). Cette adaptation des plantes aux variations climatiques les protège aussi des attaques répétées d'une population d'insectes ravageurs (Feeny *et al.* 1976 ; Lawrence *et al.* 1997).

Pour des espèces d'insectes qui mangent des feuilles de plantes sempervirentes, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), on remarque également un synchronisme entre la date d'éclosion des œufs et le développement de l'arbre. En effet les larves préfèrent les bourgeons tendres et nutritifs par rapport aux feuilles matures plus coriaces (Lavallée et Hardy 1988; Lawrence *et al.* 1997). Le degré de synchronisation de l'insecte avec la plante va donc au-delà de la simple disponibilité de la nourriture, sa qualité est aussi un facteur clé.

D'abord, les besoins énergétiques et nutritionnels d'une espèce phytophage sont tels qu'un apport minimal dans la diète est requis pour la survie et la croissance (House 1965). Ces besoins varient selon l'espèce et le stade de l'insecte. L'alimentation est particulièrement cruciale pour les femelles de plusieurs espèces phytophages puisqu'elles doivent produire des œufs viables. Le développement larvaire et la métamorphose sont aussi des étapes coûteuses en terme d'énergie et d'éléments nutritifs comme l'azote, les glucides et les acides aminées notamment. Cependant, les larves sont confrontées à une source de nourriture qui n'est pas stable dans le temps : des changements physico-chimiques s'opèrent dans la plante hôte tout au long de la saison de croissance. Pour une espèce phytophage, ces changements impliquent une variation dans la qualité de sa nourriture (House 1965). En général, plus la saison de croissance avance, plus la qualité de la ressource diminue (Feeny *et al.* 1976 ; Lawrence *et al.* 1997; Hunter et Elkinton 2000). C'est ce qui explique le grand nombre d'espèces printanières qui profitent de cette période où la ressource est riche en qualités nutritives. En somme, il y aurait une période autour d'un point plus ou moins précis dans le développement saisonnier de la plante, qui correspondrait à une qualité optimum pour la fitness d'une espèce phytophage. On appelle cette période la fenêtre phénologique de susceptibilité (Hunter et Elkinton 2000; Lawrence *et al.* 1997; Feeny *et al.* 1976) puisque la phénologie est la séquence des changements qui s'opèrent dans le cycle annuel saisonnier d'une plante. De

plus, le phytophage doit composer avec une communauté d'organismes pouvant nuire à son développement (compétition intra-interspécifiques, parasitisme, prédation). Selon Hunter et Elkinton (2000), une population de prédateurs interfère avec la période optimale conférée par la plante et de ce fait déplace cet optimum.

Le concept de fenêtre phénologique a particulièrement été étudié à partir d'insectes folivores (Eidt et Little 1970; Collinge et Louda 1989; Maclauchlan et Borden 1995) et plus particulièrement chez les lépidoptères. Pour ces espèces, la variation biochimique à l'intérieur des feuilles est telle que la qualité de la nourriture devient rapidement insuffisante pour le développement des larves. Leurs résultats montrent que la performance des insectes folivores, comme chez *C. fumiferana*, est influencée par la variation de la qualité nutritive et cette variation détermine de manière substantielle la date de ponte optimale (Lawrence *et al.* 1997). Le développement phénologique des feuilles a une influence très marquée sur les insectes qui s'en nourrissent. En ce qui concerne les insectes xylophages, les études sont beaucoup moins nombreuses.

La performance reproductive des insectes s'alimentant de l'écorce pourrait aussi être confrontée à la variation saisonnière du substrat. Le degré de lignification, la quantité d'eau, de sucre, de protéines et de composés secondaires dans l'écorce sont des facteurs qui varient selon la phénologie et peuvent affecter l'insecte dans sa performance (Redmer *et al.* 2001). Chez les conifères, le nombre des canaux résinifères et le flux de la résine augmente au cours de la saison (Blanche *et al.* 1992). Une étude de Legault (2005) sur les deux hôtes principaux du charançon du pin blanc (*Pissodes strobi* Peck) montre également une augmentation du flux de résine avec le développement dans les flèches terminales de pin blanc, laquelle est absente chez l'épinette de Norvège. En contrepartie, une étude de Alfaro (1996) portant sur la flèche terminale de l'épinette de Sitka démontre une baisse de la densité des canaux résinifères au cours de son développement, diminution également observée dans l'étude de Legault (2005) sur l'épinette de Norvège. Il existe également une variation saisonnière de la composition chimique de l'anneau subcortical où le charançon se nourrit. En effet, les réserves d'hydrates de carbone et d'azote présents en grandes quantités au début de la saison

sont utilisées pour la croissance et la fabrication des composés secondaires (Kozlowski *et al.* 1991). Toutes ces variations saisonnières pourraient changer la performance reproductive du charançon.

Interaction hôte-charançon :

Les larves du charançon du pin blanc se nourrissent et croissent à l'intérieur des flèches terminales de la mi-mai au mois de juillet. La femelle quant à elle doit dès le printemps acquérir suffisamment d'énergie pour la production et le développement de ses œufs. Leurs besoins en azote et en carbone sont alors accrus (Sahota *et al.* 1998 *a*). Les conditions biochimiques qui prévalent en début de saison correspondent à une meilleure qualité nutritive puisque l'activité physiologique de la plante n'a pas atteint son point culminant de la pleine saison : le carbone et l'azote se retrouvent encore sous forme de réserve dans le bois (Kozlowski *et al.* 1991; Hulme 1995 ; Baier 1996 *a*; Alfaro *et al.* 2000). Les larves interagissent donc avec leur hôte durant une période où les conditions phénologiques sont favorables (Alfaro *et al.* 2000). La qualité supérieure d'une diète printanière permettrait aux larves de croître plus rapidement et d'augmenter leur chance de survie. Par exemple, leur principal prédateur *Lonchaea corticis* Taylor, s'attaque davantage aux larves affaiblies (Alfaro et Borden 1980). En acquérant rapidement l'énergie et la matière nécessaire à leur développement, les larves réduisent le risque de prédation et atteignent plus facilement le stade adulte. Il a été noté également que les larves subissaient entre-elles de la compétition. Les larves se développant plus rapidement ont donc plus de chance de parvenir à maturité.

La ponte hâtive pourrait aussi être influencée par d'autres mécanismes. La défense de l'arbre se développe tout au long de la saison dans la flèche terminale. Dans un arbre, il y a plusieurs mécanismes de défense qui interagissent avec le charançon de différentes manières tout au long de la saison de croissance. Cette variation est également intra et interspécifique (Tomlin et Borden 1997). Le principal moyen de défense chimique des conifères est la résine. Selon

Alfaro *et al.* (1997), la première cause de mortalité des larves et des œufs de charançon, outre la prédation, est l'enrésinement. La résine est constituée de plusieurs types de terpènes et de phénols qui forment un mélange toxique pour la plupart des insectes. En plus de sa toxicité, la résine est un liquide collant et visqueux qui se cristallise à l'air libre. Elle agit donc à la fois comme barrière physique contre l'entrée de pathogènes en bouchant les ouvertures et comme piège gluant pour les organismes qui pénètrent dans l'arbre. La résine est transportée dans des canaux *ad hoc* que l'on nomme canaux résinifères (Martin *et al.* 2002). Il existe des canaux résinifères horizontaux et verticaux. Ce moyen de défense est constitutif, *i.e.* qu'il fait partie du développement normal de l'arbre. Au cours de la saison de croissance, il n'y a pas de nouvelle formation de canaux constitutifs, ceux-ci se diluent dans le cortex au fur et à mesure que l'arbre produit de nouvelles cellules lors de sa croissance primaire et secondaire (Alfaro 1996). Cependant, en cas d'attaque, un conifère est capable de déployer des ressources supplémentaires à sa défense par un ensemble de réponses physiologiques internes. Les cellules affectées communiquent aux cellules voisines leur état et ces dernières enclenchent la voie métabolique qui mène à la formation de nouveaux canaux résinifères que l'on nomme traumatiques. Il y aura alors une formation *de novo* de résine avec des propriétés chimiques et physiques différentes (Alfaro *et al.* 2000; Martin *et al.* 2002; Nicole *et al.* 2006). Ces propriétés sont entre autres l'augmentation de diterpènes et de monoterpènes. Ces derniers ont la propriété d'augmenter la capacité de la résine de demeurer liquide et ainsi faciliter son écoulement dans les trous d'oviposition et les tunnels des larves pour les tuer (Tomlin *et al.* 2000).

La défense induite par l'insecte est-elle la même au printemps que celle induite par une attaque en plein milieu de l'été? Lorsque Hulme (1995) faisait pondre les femelles de charançon à des intervalles d'un mois sur des flèches terminales, il obtenait un taux de survie des flèches supérieur lorsque la ponte était retardée. Ces résultats s'obtenaient même sur des arbres normalement susceptibles au charançon. Hulme (1995) imputait à la variation saisonnière du flux de résine la raison de ce changement dans la survie des flèches. La poussée de croissance d'un arbre se fait majoritairement au printemps. Il y a alors compétition pour les ressources, la majorité étant allouée à la croissance (Krischik et Denno

1983; Mattson et Haack 1987). Plus tard en été, la croissance ralentit et il y a davantage de ressources disponibles pour la défense de la plante (Krischik et Denno 1983; Kozlowski *et al.* 1991). À cause de cette plus grande disponibilité des ressources, l'amplitude et la vitesse de la réponse à une attaque d'insecte pourraient augmenter dans la saison de croissance (Alfaro 1995 ; Hulme 1995). Ainsi, une ponte hâtive donnerait aux larves plus de chance de survivre jusqu'au stade adulte (Hulme 1995 ; Alfaro *et al.* 2000). L'augmentation de la capacité de réponse de l'arbre confinerait l'insecte à une fenêtre phénologique pour sa reproduction.

La production d'autres composés chimiques (phénols, huiles essentielles, etc.), varie également en nature et en intensité selon la saison (Alfaro *et al.* 2000 ; Martin *et al.* 2002). Ces produits pourraient avoir des propriétés inhibitrices pour le charançon, en plus d'être toxiques pour l'insecte. À ce sujet, certains arbres résistants aux attaques du charançon auraient des propriétés inhibitrices envers celui-ci, bien que Sahota *et al.* (1998 *a*) n'aient pas observé de différence d'alimentation sur des arbres susceptibles et résistants. Selon Sahota *et al.* (1998 *a*), l'alimentation est surtout déterminé par le métabolisme de l'insecte, *i.e.* : lorsqu'il se reproduit, ses besoins nutritionnels augmentent et sa consommation s'accroît conséquemment. Dans une autre expérience, ils démontrent que la défense serait plutôt due à un mécanisme qui se produit après l'ingestion du matériel et qui cause la régression du développement ovarien (Sahota *et al.* 1998 *b*). Dans ce cas, le prix d'une erreur dans la sélection de l'hôte en termes de fitness est très élevé puisque la femelle ne pourrait pas se reproduire. Dans ces conditions, le charançon ne serait pas capable de repérer les individus susceptibles, seule la chance les conduirait à eux. Alfaro et Borden (1982) et VanderSar (1978) avaient pourtant avancé que pour les espèces hôtes de l'Ouest, il y a une préférence qui serait basée sur des phagostimulants présents dans la flèche. L'interprétation des résultats de Sahota *et al.* (1998 *a*) est plutôt généraliste, ce qui est critiquable puisqu'ils n'ont utilisé que deux ou trois clones différents, provenant de la même famille de sélection génétique et de la même région écologique pour les groupes susceptibles et résistants. Bien que le phénomène de régression ovarienne soit rapporté, il n'est pas encore approprié d'en faire une généralisation, surtout lorsque l'on considère le nombre d'espèces hôtes du charançon.

P. strobi et *P. strobus* ont évolué en sympatrie, chacun effectuant une pression sélective plus ou moins importante sur l'autre et se transmettant de génération en génération leurs armes d'attaque et de défense. La pression sélective du charançon sur son hôte n'est toutefois pas directe puisque celui-ci ne tue pas son hôte. Il n'existe pas à ce jour d'évidence quant à la diminution de la production de cônes ou de graines due à cet insecte. Le charançon diminuerait la fitness de son hôte en diminuant sa compétitivité, ce qui peut entraîner sa mort à long terme (Alfaro 1985). Alfaro (1995) démontre la présence d'une stratégie du charançon pour éviter la défense de l'arbre. D'abord le charançon en s'alimentant, dépressurise les canaux résinifères et peut tuer les cellules productrices, ce qui désactive une partie de la défense de l'arbre. Cette action ralentit substantiellement le système d'écoulement de la résine pour permettre le développement des larves. On parle alors de sabotage de la défense (Edwards et Wanjura 1989; Dussourd et Denno 1991). L'hôte perçoit une attaque, ce qui induit la production de canaux traumatiques. Leur contenu se déverse dans les cavités d'alimentation, de ponte et dans les galeries larvaires, causant la mort des œufs et des larves (Alfaro 1995). Une lutte entre les deux espèces aurait conduit à une dynamique d'attaque contre-attaque restreignant le charançon dans une fenêtre phénologique (Alfaro 1995). Ce mécanisme est semblable à celui découvert sur des insectes s'attaquant à l'eucalyptus (Edwards et Wanjura 1989).

Une espèce n'ayant que depuis peu côtoyé l'insecte devrait alors être beaucoup plus vulnérable que le pin blanc, et c'est ce que qu'ont démontré Hamel *et al.* (1994) pour l'épinette de Norvège. L'effet de la susceptibilité d'une essence à un insecte serait observable au niveau de la production d'adultes, selon Klimasewski *et al.* (2000). Il a été noté des différences importantes entre ces deux essences au niveau des caractéristiques de l'écorce et de la résine (Legault 2005). En effet, le nombre total de canaux, l'aire des canaux et le flux de la résine étaient supérieurs chez le pin blanc que l'épinette de Norvège, caractéristiques ayant un effet négatif sur la survie des œufs et des larves (Dixon et Houseweart 1982). De plus, l'épaisseur du périderme et de l'écorce étaient supérieures chez l'épinette de Norvège (Legault 2005). Les travaux de Boucher *et al.* (2001a) démontrent l'effet positif de l'épaisseur de l'écorce sur les performances de l'insecte. Ainsi, l'épinette de Norvège offrirait

d'avantage de substrat au charançon que son hôte naturel le pin blanc. Il reste à déterminer si l'épinette de Norvège offre au charançon une fenêtre phénologique plus longue que le pin blanc, en se référant à cette coévolution plante-insecte et aux différences physiologiques entre les deux essences résineuses à l'étude.

Charançon du pin blanc :

Cycle de vie :

Au Québec, c'est vers la mi-mai que le charançon du pin blanc commence ses activités. Il effectue alors l'ascension du tronc de son hôte jusqu'à la cime (Belyea et Sullivan 1956; Manville *et al.* 2004). En effet, le charançon s'alimente exclusivement du phloème subcortical situé sur la flèche terminale (Belyea et Sullivan 1956). Après une période d'alimentation, la femelle gravide dépose de 1 à 3 œufs dans un trou d'alimentation qu'elle recouvre de fèces (Hulme 1995). Les œufs sont pondus progressivement sous le bourgeon terminal vers la base du verticille le plus près. Les œufs incubent pendant environ deux semaines (Lavallée *et al.* 1990). Les larves se développent à l'intérieur du phloème subcortical et s'en nourrissent. Elles descendent progressivement en s'alimentant le long de la flèche, selon la disponibilité de la nourriture (VanderSar et Borden 1977). Lorsque les larves atteignent leur dernier stade, elles cessent de s'alimenter et grugent la moelle ou le xylème externe pour former une chambre nymphale où elles effectueront leur métamorphose. Une fois adulte, l'insecte prendra encore environ deux semaines avant d'émerger à l'extérieur de la flèche (Lavallée *et al.* 1990). Au Québec, l'émergence commence vers la fin de juillet et peut s'étirer jusqu'en septembre (Belyea et Sullivan 1956; Dixon et Houseweart 1982; Lavallée *et al.* 1993 a). À l'extérieur de la flèche, l'adulte se nourrit du phloème subcortical jusqu'à la fin de la saison. Lorsque la température devient trop froide, il descend dans la litière pour passer l'hiver en diapause reproductive (Trudel *et al.* 2002).

Importance économique :

Le charançon du pin blanc, *P. strobi* est un important ravageur forestier en Amérique du Nord. Il s'attaque aux flèches terminales de jeunes conifères, en mangeant l'écorce interne de leur hôte. Dans l'Ouest, ses hôtes préférés sont l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii* Parry), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) (VanderSar 1978), des essences utilisées en plantation. Dans ces régions, ce coléoptère cause une baisse de volume produit allant jusqu'à 40% annuellement, selon le niveau d'infestation des arbres (Alfaro *et al.* 1997). À cause des effets néfastes du charançon sur les jeunes plantations, le reboisement avec ces espèces susceptibles est limité.

Dans la partie orientale de l'Amérique du Nord, ses principaux hôtes sont le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et l'épinette de Norvège (*Picea abies* L.), (Belyea et Sullivan 1956 ; Dixon et Houseweart 1982), bien que dans certaines régions il s'attaque à l'épinette blanche (Hamel *et al.* 1994). L'importance des dégâts de *P. strobi* au niveau économique a pris de l'ampleur depuis le début du 20^e siècle, lorsqu'a débuté le reboisement de plantations de pin blanc. En 1999, dans certaines régions du Québec, l'insecte était bien établi dans les plantations de pin blanc où environ 85% de celles-ci étaient affectées par le charançon (Boucher *et al.* 2001 b). À cause de ces dommages, le reboisement avec le pin blanc a été partiellement remplacé par d'autres essences à croissance rapide comme le pin rouge et des espèces de peuplier (Pubanz *et al.* 1999).

Au Québec, le reboisement avec l'épinette de Norvège a connu sa forte période dans les années 1970 (Archambault *et al.* 1993). Cette essence possède plusieurs qualités recherchées en sylviculture : bonne croissance annuelle, rusticité etc. (Lavallée *et al.* 1990). Cependant, l'épinette de Norvège plantée en peuplement pur est une cible idéale pour le charançon du pin blanc, des études ayant démontré que cette essence lui est encore plus préférable que son hôte d'origine, le pin blanc (Hamel *et al.* 1994). En absence de méthode de lutte, le charançon du

pin blanc peut attaquer jusqu'à 100% des arbres et faire des dommages considérables (Archambault *et al.* 1993). Selon les mêmes auteurs, dans certains cas, en quatre ans le pourcentage des arbres affectés peut passer de 4% à 25%. Dans les régions du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie, sa présence dans les plantations d'épinette de Norvège est passée de 15 % en 1990 à 41 % en 2001 (Ministère des Forêts et Forêts Canada, 1991; Ministère des Ressources Naturelles, 2002; Parent 2002), mais les dommages demeurent légers. En Estrie, le charançon est présent dans plus de 80 % des plantations et ses dommages sont considérés de modérés à sévères.

P. strobi s'attaque à la pousse terminale de l'année précédente et affecte ainsi la pousse de l'année courante. Lorsque le phloème est suffisamment affecté, la sève ne peut atteindre l'apex ni les ramilles de l'année courante, la flèche n'est plus alimentée et meurt (Belyea et Sullivan 1956). En tuant cette flèche, une branche latérale devra assurer la dominance, ce qui aura pour conséquences de déformer l'axe central et de ralentir substantiellement la croissance en hauteur. On rapporte une perte en hauteur de 27% sur une période de 6 ans dans une plantation d'épinette de Norvège de 15 ans (Daoust 1996). Parfois, de façon naturelle ou induite par le charançon, il y a formation d'une double tête, voire de triple tête. Cette déformation permet au charançon de s'attaquer à plusieurs flèches à la fois sur le même arbre (Alfaro et Omule 1990 ; Lavallée *et al.* 1990). Les arbres peuvent aussi être attaqués plusieurs années d'affilée ce qui crée des dommages considérables (Alfaro et Omule 1990 ; Archambault *et al.* 1993 ; Daoust 1996). La déformation et le ralentissement de la croissance ont pour conséquence de diminuer le volume disponible de la bille ainsi que de diminuer sa qualité. Il est à noter que le pin blanc est plus sensible à la déformation que l'épinette de Norvège (Daoust 1996). Le ralentissement de croissance peut engendrer la mort de l'arbre par suppression, *i.e.* causée par la compétition (Alfaro 1985). De ce fait on peut penser que la «fitness» d'un arbre susceptible est affectée par les dommages causés par le charançon (Hunter 1992; Larsson 2002).

Pour contrer les effets néfastes du charançon, plusieurs méthodes de contrôle peuvent être envisagées. À l'instar d'Eidt et Little (1970) qui voulaient utiliser des individus à

débourrement hâtif pour restreindre la population de tordeuse des bourgeons de l'épinette, Hulme (1995), a démontré que des épinettes de Sitka à débourrement hâtif étaient moins endommagées par le charançon. Comme expliqué précédemment dans la section : Interaction hôte-charançon, la défense augmente progressivement durant la saison de croissance. Ces arbres à débourrement hâtif pourraient développer plus rapidement leur système de défense par rapport à d'autres arbres. Les larves de charançon subiraient alors une défense plus forte et leur survie diminuerait. De tels arbres pourraient alors servir dans un programme d'amélioration génétique. Dans le cadre d'un tel programme, il importe de bien connaître les mécanismes de défense, leur formation dans le temps et leurs effets sur le charançon afin d'obtenir des individus avec les caractéristiques souhaitées (Hulme 1995; Larsson 2002). Des charançons adultes ont été encagés par Poulin (2006) sur des familles d'épinette de Norvège ayant des phénologies différentes de débourrement. Les résultats ne montrent pas de lien entre la survie de ces insectes et la date de débourrement. En outre, selon Alfaro *et al.* (2000), la phénologie et la résistance ne sont reliées qu'en partie. Il importe donc dans un tel programme d'amélioration génétique de cibler plusieurs caractères pour en maximiser la portée. D'un point de vue économique ou environnemental, sélectionner des arbres résistants reste la meilleure solution à long terme (Lavallée *et al.* 1993 *b*).

Dans un contexte d'aménagement durable, nous devons utiliser des moyens efficaces, peu coûteux et qui ne sont pas néfastes pour l'environnement (MRNF 2003). La fertilisation des semis (vanAkker *et al.* 2004), des techniques sylvicoles (Belyea et Sullivan 1956 ; Coulombe *et al.* 2004), des programmes de sélection génétique (Alfaro 1988 ; Tomlin et Borden 1997; Wilkinson 1983) et d'hybridation (Pike *et al.* 2003) de même que le choix d'un site favorable à l'essence plantée (Archambault *et al.* 1993 ; Boucher *et al.* 2001 *a*) en sont des exemples. La lutte biologique pourrait également être utilisée (Alfaro et Borden 1980; Munro et Churcher 1998; Nealis 1998). Cependant, jusqu'à maintenant ces moyens ne peuvent assurer à eux seuls la protection de la plantation, surtout dans le contexte actuel de prolifération du charançon.

Objectifs et hypothèses de travail :

Cette étude a pour objectif de déterminer si la phénologie de l'arbre (*i.e.* son développement au cours de la saison de croissance) a un effet sur le développement de l'œuf à l'adulte du charançon du pin blanc, *P. strobi* quand l'oviposition se fait à différentes périodes, soit habituelle, tardive et très tardive. Nous avançons l'hypothèse que la performance de ponte, le nombre d'émergence et le taux d'émergence du charançon diminueront entre la première introduction et les suivantes et que le temps de développement augmentera en raison de la diminution de la qualité nutritive de l'écorce et de l'augmentation de la défense.

Comme deuxième objectif, nous comparerons les deux principales espèces hôtes au Québec : l'épinette de Norvège et le pin blanc. L'épinette utilisée est une essence exotique et le pin une essence indigène. Cette comparaison a pour but de déterminer si le charançon du pin blanc est influencé de la même manière par la phénologie des deux hôtes, *i.e.* par une espèce exotique ou par une espèce sympatrique ayant des caractéristiques physiologiques différentes. Nous avançons alors l'hypothèse qu'une essence exotique ayant de moins bonnes caractéristiques de défense et qui est davantage susceptible à une attaque de *P. strobi* offrira un meilleur substrat au charançon qu'une essence hôte indigène ayant coévolué avec cet insecte. Il devrait y avoir chez l'épinette de Norvège un taux d'émergence supérieur comparativement au taux dans le pin blanc. De plus, le niveau de ponte et le temps de développement devrait refléter la qualité supérieure en tant qu'hôte de l'épinette de Norvège par rapport au pin blanc.

Cette expérience pourrait aider à centrer l'effort de recherche sur certains phénotypes avantageux dans le cadre d'un programme de sélection et d'amélioration génétique de la résistance au charançon.

CHAPITRE I

EFFET DE LA PHÉNOLOGIE D'UN HÔTE INDIGÈNE (*PINUS STROBUS*) ET EXOTIQUE (*PICEA ABIES*) SUR LE DÉVELOPPEMENT DU CHARANÇON DU PIN BLANC (*PISSODES STROBI*)

Sarah Chabot^{*†}, Robert Lavallée[†] et Yves Mauffette^{*}

^{*}Université du Québec à Montréal, Montréal, H3C 3P8, Canada

[†]Ressources naturelles Canada, Service Canadien des Forêts, Centre de Foresterie des Laurentides, Québec G1V 4C7, Canada

1.1. Résumé :

La phénologie des plantes joue un rôle majeur dans la dynamique des populations de plusieurs espèces d'insectes folivores. Chez le charançon du pin blanc (*Pissodes strobi* Peck), un insecte printanier s'alimentant de l'écorce interne de flèches terminales de conifères, l'influence de la phénologie sur son développement n'est pas encore connue. Nous avons évalué la performance du charançon sur une espèce hôte exotique et une espèce indigène : l'épinette de Norvège et le pin blanc respectivement. Cette étude vise à déterminer si l'activité printanière hâtive de ponte permet au charançon de profiter de ces conditions et maximiser sa fitness. Pour ce faire, nous avons évalué la performance biologique (ponte, nombre et poids d'adultes émergés, et temps de développement) d'adultes sur des flèches terminales d'hôtes en plantation après une introduction en cage à trois dates différentes (mai, juin et juillet). Le taux d'émergence (ratio du nombre d'adultes émergés sur le nombre d'œufs pondus par flèche) a aussi été évalué. En plus d'encager les adultes sur des flèches intactes (non coupée), nous avons aussi utilisé comme témoin des flèches ayant été coupées durant l'hiver précédent (coupée hiver) et des flèches ayant été coupées le jour de chacune des trois introductions (coupée saison). Des analyses chimiques de la concentration en azote et de la teneur en eau de l'écorce ont été effectuées. Les résultats démontrent que les performances du charançon sont davantage affectées par le type de flèche (intacte, coupée saison, coupée hiver), que par la phénologie exprimée par la date d'introduction. Le développement phénologique de la flèche dans le temps ne diminue pas de façon significative le taux de survie des larves, mais affecte significativement le nombre de trous de ponte et le nombre d'adultes émergés. Nous appuyons l'hypothèse que les défenses constitutives que procure les canaux résinifères des flèches terminales d'épinette de Norvège et de pin blanc amène une diminution de la production d'insectes adultes. Bien que la période de ponte influence significativement la performance reproductive, l'insecte n'est pas contraint à l'intérieur d'une période de ponte restreinte.

1.2. Introduction :

La synchronisation des insectes phytophages avec le développement de l'hôte joue un rôle clé dans la survie et la dynamique de certaines populations (Hunter 1992; Hunter et Elkinton 2000). Au printemps, la fin de la dormance des bourgeons et de certaines espèces d'insectes dépend des conditions abiotiques comme une accumulation de chaleur et une photopériode suffisante. Leur perception de la température est toutefois très distincte. Les arbres ont des parties à la fois aériennes et souterraines, tandis que les insectes ressentent directement l'effet de la photopériode et de la température. La photopériode est stable d'une année à l'autre par rapport aux variations annuelles de température. Ces variations annuelles de température peuvent jouer un rôle important dans la date d'éclosion des insectes ou de débourrement de leur hôte. La température accélère ensuite la rapidité du métabolisme et la vitesse de développement des insectes et des plantes (van Asch et Visser 2007). On peut mesurer la vitesse de ces changements grâce aux degrés-jours, qui sont une description approximative du développement (van Asch et Visser 2007). Les degrés-jours se calculent à partir d'un seuil de développement, qui correspond à la température minimale que l'organisme doit ressentir pour effectuer un développement. Il s'agit de la différence moyenne entre ce seuil et la température réelle que l'organisme a ressentie durant une journée. L'organisme accumule des unités thermiques (degrés-jours) d'une journée à l'autre pour pouvoir compléter son développement. Par exemple, sur l'île de Vancouver, McMullen (1976 a) a calculé que le charançon du pin blanc (*Pissodes strobi*, Peck) met en moyenne environ 888 degrés-jours pour compléter son développement avec un seuil de 7.2°C.

Chez la spongieuse *Lymantria dispar* L. (Hunter et Elkinton 2000) et la phalène brumeuse *Operophtera brumata* L. (Hunter *et al.* 1997) la date d'éclosion des œufs doit être synchrone avec la disponibilité de la nourriture, qui arrive avec l'éclosion des bourgeons foliaires (Hunter 1992). Pour des espèces d'insectes qui mangent des feuilles de plantes sempervirentes, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), on remarque également un synchronisme entre la date de sortie des larves et la saison

de croissance de l'hôte (Lavallée et Hardy 1988). Notamment, Lawrence *et al.* (1997) ont observé que la variation saisonnière de la chimie foliaire est hautement corrélée avec la performance de la tordeuse. En effet, les larves de cette espèce préfèrent les jeunes bourgeons tendres et nutritifs par rapport aux feuilles matures plus coriaces (Lawrence *et al.* 1997). Le degré de synchronisation de l'insecte avec la plante va au-delà de la simple disponibilité de la nourriture. La qualité nutritive est un facteur clé dans cette relation. En général, plus la saison de croissance avance, plus la qualité de la ressource diminue (Feeny *et al.* 1976 ; Hunter et Elkinton 2000; Lawrence *et al.* 1997). C'est ce qui explique le grand nombre d'espèces printanières qui profitent de cette période où la ressource est riche en qualités nutritives. En somme, il y aurait une période plus ou moins définie dans le développement saisonnier de la plante, qui correspondrait à une qualité optimale pour la fitness d'une espèce phytophage. On appelle cette période la fenêtre phénologique de susceptibilité (Hunter et Elkinton 2000; Lawrence *et al.* 1997; Feeny *et al.* 1976), puisque la phénologie est la séquence des changements qui s'opèrent dans le cycle annuel saisonnier d'une plante. L'influence de la phénologie des plantes hôtes a particulièrement été étudiée à partir d'insectes folivores (Collinge et Louda 1989; Eidt et Little 1970; Maclauchlan et Borden 1995) et plus particulièrement chez les lépidoptères. Comme pour les feuilles, la qualité de l'écorce des arbres varie selon la phénologie.

Dans l'écorce, le degré de lignification, la quantité d'eau, de sucre, de protéines et de composés secondaires sont des exemples de facteurs qui varient durant la saison (Redmer *et al.* 2001). De même, les réserves d'hydrates de carbone et d'azote présentes en grandes quantités au début de la saison sont utilisées pour la croissance de l'hôte et diminuent au printemps (Kozłowski *et al.* 1991). L'écorce, servant de substrat nourricier à de nombreuses espèces d'insectes, pourrait affecter leur développement par une variation phénologique. L'anneau subcortical de la flèche terminale, où se nourrit le charançon du pin blanc, devrait suivre une variation saisonnière de sa composition chimique. Peu d'études à ce jour ont tenté d'y jeter de la lumière.

La période de ponte naturelle du cycle du charançon du pin blanc se situe avant l'éclatement des bourgeons de ses hôtes (Hulme 1995; Alfaro *et al.* 2000) et avant la descente massive de la sève (Nault et Alfaro 2001). En juin, les arbres en sont à l'élongation des rameaux et en juillet à la lignification (Lawrence *et al.* 1997). Chez les conifères, le nombre des canaux résinifères et le flux de la résine augmente au cours de la saison (Blanche *et al.* 1992). Une étude de Legault (2005) montre également une augmentation du flux de résine avec le développement dans les flèches terminales de pin blanc, laquelle est absente chez l'épinette de Norvège, les deux hôtes principaux du charançon du pin blanc. En contrepartie, une étude d'Alfaro (1996) démontre une baisse de la densité des canaux résinifères au cours du développement de la flèche terminale de l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). De plus, l'attaque faite par le charançon provoque chez son hôte le déploiement d'une défense supplémentaire, que l'on nomme traumatique, par opposition à la défense déjà établie que l'on nomme constitutive (Martin *et al.* 2002; Nicole *et al.* 2006). La réaction provoque l'augmentation de la concentration en monoterpènes et sesquiterpènes dans les canaux constitutifs (qui augmente la fluidité de la résine et lui permet de s'écouler plus facilement dans les trous de ponte et dans les tunnels larvaires), et la formation de canaux traumatiques (dont la composition en résine est moins concentrée en monoterpènes et sesquiterpènes que dans la résine constitutive) (Martin *et al.* 2002). L'intensité de cette défense ne varie pas de façon importante entre un arbre à débourrement hâtif et tardif (Poulin *et al.* 2006). Cependant, elle pourrait varier au cours de la saison de croissance pour un même arbre (Alfaro 1995). Selon Alfaro (1995) la formation des canaux traumatique est corrélée avec les sites potentiels d'attaque du charançon et aussi corrélée avec le temps d'éclosion des œufs qui sont ensuite immergés et immobilisés par la résine.

Plusieurs études laissent croire que le charançon subit l'effet de la phénologie de l'hôte et qu'il aurait avantage à pondre le plus tôt possible en début de saison (Alfaro *et al.* 2000; Boucher *et al.* 2001 a; Hulme 1995; Legault 2005; Poulin *et al.* 2006). Une expérience menée en laboratoire montre une baisse de la ponte sur des flèches terminales coupées en fonction de la phénologie de la flèche d'épinette de Norvège, mais aucune baisse sur des flèches récoltées en hiver (Legault 2005). Cette observation de la diminution de la ponte est un bon

indice nous permettant de penser qu'en nature la phénologie est un facteur important dans la reproduction du charançon. L'effet du développement des hôtes sur tout le développement de l'insecte qui se fait à l'intérieur de la flèche n'a cependant pas été vérifié. Pour cela, la performance de l'insecte est évaluée avec le taux d'émergence et le temps de développement de l'œuf à l'adulte pour mesurer l'influence cumulée des changements physiologiques de la flèche. En effet, le stade larvaire est une période pendant laquelle la quantité et la qualité de la nourriture sont cruciales puisque l'insecte a d'importants besoins pour assurer sa croissance (House 1965).

Plusieurs études montrent que le charançon peut se reproduire et se développer sur des flèches coupées (Plank et Gerhold 1965 ; Alfaro 1988; Lavallée *et al.* 1993 *a*). L'utilisation de flèches terminales coupées permet de contrôler leurs capacités de réaction de défense induite par une attaque; elles devraient également avoir un faible débit d'écoulement de résine. Plank et Gerhold (1965) ont montré des différences de performance de ponte du charançon entre deux espèces hôtes sur des flèches intactes. Ces différences étaient absentes sur des flèches coupées. En outre, une étude de Legault (2005) démontre que de telles flèches favorisent la performance de ponte par rapport à une flèche intacte.

Objectifs :

L'objectif de cette étude est de déterminer si la phénologie de l'arbre (*i.e.* son développement au cours de la saison de croissance) a un effet sur le développement complet du charançon du pin blanc, *P. strobi* (Peck). Lors d'une ponte tardive nous avançons l'hypothèse que la performance de ponte, le nombre d'émergence et le poids moyen des adultes émergés diminueront d'une introduction à une autre, tandis que le temps de développement augmentera à cause du développement phénologique de leur hôte (diminution de la valeur nutritionnelle et augmentation de la défense constitutive). Deux espèces hôtes seront étudiées : l'épinette de Norvège et le pin blanc. De plus nous

comparerons la performance de l'insecte sur trois types de flèches qui correspondent à des états physiologiques différents :

- Flèche intacte : elle suit le développement phénologique normal de l'hôte. Il s'agit d'arbres dont on conserve la flèche terminale intacte jusqu'au stade nymphal des insectes.
- Flèche coupée en saison : il s'agit de flèches coupées lors de la date d'introduction des insectes en cage. Elle suit le développement physiologique normal, jusqu'à la date d'introduction. Il s'agit d'une flèche témoin qui permet de comparer le taux d'émergence à celui sur la flèche intacte non coupée pouvant exercer une défense à la fois constitutive et induite.
- Flèche d'hiver : servent de substrat témoin pour la reproduction du charançon *i.e.* qu'elle demeure au stade physiologique de mars. Ces flèches permettent aussi de comparer les cohortes de charançon dans leur faculté de pondre d'une introduction à l'autre.

1.3 Matériel et méthode :

1.3.1. Plan de l'expérience :

En 2005, on a testé la performance du charançon près de Valcartier dans l'arboretum Serge Légaré sur trois types de flèches d'épinette de Norvège (intacte, coupée saison et coupée hiver) avec trois périodes d'introduction (mai, juin et juillet).

L'année suivante l'expérience s'est déroulée dans la même région, mais située à 5km du premier site. La performance du charançon a été testée sur deux essences, l'épinette de Norvège et le pin blanc. Trois types de flèches ont été utilisés (intacte, coupée saison et coupée hiver) durant les trois périodes d'introduction (mai, juin et juillet) pour l'épinette de

Norvège. Sur le pin blanc, seuls les flèches intactes et coupées de saison ont été utilisées durant les trois périodes d'introduction (mai juin et juillet).

1.3.2. Récolte du matériel biologique :

La récolte des insectes a été faite en 2004 et en 2005 dans une plantation d'épinette de Norvège de St-Lambert de Lauzon (46°6' N 71°2' O). Les insectes ont été conservés en chambre froide à 2°C en vue de l'expérimentation l'année suivante selon la méthode d'élevage décrite par Trudel *et al.* (2002).

Durant le mois de mars 2005 et 2006, 40 flèches terminales d'épinette de Norvège ont été prélevées dans la plantation de St-Lambert de Lauzon (46 °6' N 71 °2' O) pour le traitement des flèches d'hiver. Ces flèches ont été conservées dans un congélateur à -5°C dans des sacs de plastique fermés pour prévenir leur dessiccation avant leur utilisation.

1.3.3. Site expérimental :

En 2005, l'expérience s'est déroulée dans l'arboretum Serge Légaré de Ressource Naturelle Canada, située à Valcartier (46°58 N, 71°28 O). Le sol y est bien drainé et le relief est plat sur toute l'aire d'étude d'environ 3 ha. On y a choisi au hasard 60 arbres dispersés dans la plantation que l'on a regroupés en 10 blocs. Les arbres utilisés étaient tous des épinettes de Norvège de la bordure de la plantation et âgés de 10 ans. La qualité (diamètre, longueur, rectitude) des flèches terminales sélectionnées était relativement constante entre chacun des traitements. À chaque arbre on a assigné un traitement au hasard et identifié l'arbre de façon appropriée. À côté de chacun des arbres du traitement « intact » ont été plantés des supports à une hauteur de 6 m. Cette hauteur correspondait à la hauteur des arbres de la plantation utilisée pour l'étude et a été choisie afin d'imiter le plus possible les

conditions naturelles au niveau de la flèche terminale. À ces pieux ont été fixées deux bouteilles de 375 ml peintes en blanc pour limiter l'évaporation, à demi remplies d'eau distillée. Ces bouteilles contenaient les flèches coupées de saison et d'hiver.

L'expérience de 2006 s'est déroulée dans deux petites plantations distantes de 50m, âgées de 8 ans et d'une hauteur moyenne d'environ 3m. Ces plantations ont toutes deux été établies en 1998. L'une est constituée de pins blancs et l'autre d'épinettes de Norvège. Elles couvrent chacune une superficie d'environ 0.03 ha. Elles sont situées sur le site expérimental du Service Canadien des Forêts à la station de Valcartier à (46°56' N, 71°30' O). Le sol que l'on a nivelé lors de la plantation est homogène sur toute la plate-forme où se retrouvent les deux plantations. Les deux plantations ont été divisées en 10 blocs et on a sélectionné six arbres dans chacun d'eux, ayant des caractéristiques de flèche selon les mêmes critères qu'en 2005. Les traitements ont été attribués au hasard à chacun des arbres et identifiés au préalable. On a mesuré la longueur des flèches de l'expérimentation le même jour de l'attribution des traitements, le 18 mai. Dans la plantation de pin blanc, l'expérience a été légèrement modifiée: le traitement coupée hiver n'a pas été représenté, ce qui donne une expérience factorielle à 2*3 : 6 traitements. Dans les deux plantations, à côté du traitement « intact », des supports d'une hauteur de 3m ont été plantés. Cette hauteur correspond à la hauteur des arbres de la plantation utilisée pour l'étude et ont été choisies afin d'imiter le plus possible les conditions naturelles, à l'instar de 2005. Une seule bouteille a été fixée au support puisqu'il n'y a qu'un seul traitement de flèche coupée.

1.3.4. Introduction des insectes :

Dès le mois de mai 2005 et 2006, des insectes ont été prélevés de la colonie et placés en chambre de croissance à 10 °C durant une semaine et à 20 °C la semaine suivante, afin de les acclimater aux températures saisonnières. La photopériode a été réglée à 10 heures d'obscurité et 14 heures de clarté (Trudel *et al.* 2002). Durant la deuxième semaine, on a déterminé le sexe d'environ 600 individus, selon la technique développée par Lavallée *et al.*

(1993 c) et on a marqué de peinture blanche les mâles afin de les identifier facilement par la suite. Le développement ovarien des femelles est relativement semblable dans toute la colonie mais ce fait a été vérifié avant chaque introduction par l'observation du système ovarien de quelques femelles, selon la technique développée par Trudel *et al.* (1998). Lorsque les femelles étaient matures sexuellement, on plaçait deux mâles et deux femelles dans des tubes Eppendorf® pour faciliter leur manipulation sur le terrain. Le même jour on a sorti du congélateur 10 flèches d'hiver que l'on a conservé dans un sac de plastique à la température de la pièce. L'introduction des insectes s'est faite le lendemain, sur les flèches terminales identifiées et encagées au préalable dans un manchon blanc de mousseline afin d'empêcher les charançons de sortir et de prévenir l'entrée de tout autre insecte. L'encagement permet de minimiser les facteurs qui pourraient avoir interféré avec la performance de l'insecte : la compétition intra et interspécifique, le parasitisme et la prédation (Belyea et Sullivan 1956). Les flèches identifiées pour le traitement coupées de saison et les flèches d'hiver ont été placées dans les bouteilles d'eau fixées aux supports. Afin de permettre aux flèches coupées de conserver leur fraîcheur, on a effectué hebdomadairement une coupe de quelques millimètres au bas de la flèche et l'eau a été renouvelée au besoin. Les insectes contenus dans un tube Eppendorf® ont ensuite été placés délicatement sur la flèche. Deux mâles et deux femelles étaient alors placés sur chacune des flèches. En 2005, un camion-nacelle a été utilisé pour introduire les charançons sur les flèches terminales puisque les arbres avaient une hauteur de 6 m. En 2006, un escabeau était suffisant pour effectuer la même opération vu la taille inférieure des arbres des plantations utilisées cette année là.

En parallèle, on a encagé quatre femelles et deux mâles sur chacune des deux flèches intactes identifiées « colonie ». Ces flèches servaient à suivre le développement des insectes. La semaine suivante, une des flèches « colonie » a été choisie au hasard pour vérifier l'état des femelles. Les femelles et la flèche ont été disséquées pour vérifier la présence d'œufs et si les femelles sont matures sexuellement (Trudel *et al.* 1998). Dans le cas de l'affirmative, on comptait une semaine supplémentaire avant d'aller retirer tous les insectes introduits des flèches. Dans le cas contraire, on prélevait la seconde flèche « colonie » la semaine suivante pour la même observation et si la ponte avait eu lieu, les insectes étaient retirés une semaine

plus tard. Dans ce cas-ci, les insectes seraient enlevés trois semaines après la date d'introduction. La compétition intraspécifique a de ce fait été limitée par une période de ponte fixe de deux semaines qui limitait la quantité d'œufs pondus.

On a encagé également quatre femelles et deux mâles sur chacune des deux flèches coupées et intactes identifiées « degrés-jours ». Elles permettaient de suivre le développement des larves afin de connaître le moment opportun pour prélever les flèches du site expérimental, *i.e.* lorsque les larves s'étaient métamorphosées en nymphe et avaient cessé toute alimentation. De cette manière, l'insecte a vécu les conditions naturelles le plus longtemps possible et la récolte des flèches s'est faite de façon synchronisée avec la période d'émergence. Le développement des larves a été suivi à l'aide de trois sondes de température Tidbit© disposées dans la plantation, une par type de flèche et une dans une station météo située à l'abri du vent et du soleil. Ces sondes mesuraient la température moyenne à toutes les heures sur le terrain. Une autre sonde de température a été placée dans la chambre de croissance et enregistrait les données de la température jusqu'à la fin de toutes les émergences. Ces données ont servi pour le calcul des degrés-jours. Il faut en moyenne 840 degrés-jours pour passer de l'œuf à l'adulte avec un seuil de développement de 5° Celsius (Lavallée *et al.* 1997). À partir de 700 degrés-jours, calculés depuis la date d'introduction, une flèche « degrés-jours » a été prélevée pour faire l'observation du développement larvaire. La présence d'une nymphe permettait de situer la récolte à la semaine suivante puisque la nymphe met environ deux semaines à se métamorphoser. Ainsi, toutes les flèches ont été récupérées avant l'émergence. Par ailleurs, il est préférable de laisser les flèches le plus longtemps possible sur le terrain ce qui maximise la fraîcheur des flèches au moment de l'émergence des insectes. En effet, moins la flèche est fraîche, plus il est difficile pour l'insecte de creuser un trou d'émergence (Dixon et Houseweart 1982). Comme toutes les flèches intactes ont été coupées le même jour, et que les flèches coupées ont été retirées de l'eau à ce moment, aucun biais entre les traitements ne devrait avoir été causé à cet effet.

En 2005, les coléoptères adultes ont été introduits les 18 mai, 15 juin et 13 juillet de la manière décrite précédemment. Pour résumer le plan de l'expérience, à chacune des trois

périodes, trois types de flèches ont été utilisés, ce qui donne une expérience factorielle de $3 \times 3 : 9$ traitements. Les traitements ont été répartis en 10 blocs, pour un total de 90 flèches. En 2006, l'introduction s'est faite selon les mêmes procédures que l'année précédente les 26 mai, 16 juin et 14 juillet, donnant un plan factoriel de $2 \times 3 : 6$ traitements.

Les 1^{er} août, 22 août et 13 septembre 2005, les larves avaient cumulé 942, 953 et 821 degrés-jours respectivement. Les flèches intactes ont alors été prélevées à l'aide d'un sécateur et les flèches coupées ont été retirées des bouteilles d'eau pour être toutes ramenées au laboratoire. Après avoir enlevé les manchons, les flèches ont été insérées dans des tubes de carton dotés d'ouvertures à une extrémité pour l'aération. Ces tubes ont été identifiés en fonction du traitement et du bloc de la flèche et ont été disposés de sorte que l'effet de bloc soit conservé. Ces tubes ont été placés dans une chambre de croissance (Environmental Growth Chambers LTD) de modèle GC-15 à 20°C jour et nuit, 9L et 15D à 70% d'humidité. En 2006, Les flèches terminales ont été récoltées de la même manière les 19 juillet, 18 août et 5 septembre. Les larves avaient alors cumulé 750, 935 et 709 degrés-jours respectivement.

1.3.5. Récolte des données :

Les trous de ponte ont été comptés sur chacune des flèches et l'émergence a été suivie un jour sur deux durant les périodes de faible émergence, tous les jours lorsque l'émergence avait atteint un minimum de 20 individus pour au moins un des traitements. Les adultes émergés ont été dénombrés, pesés puis sexés. Le sexage des insectes émergents n'a pas été nécessaire en 2006 puisque les analyses préliminaires des données de 2005 montraient l'absence d'effet de traitement sur cette variable. Le temps d'émergence a été calculé à partir de la date d'introduction jusqu'à la date d'émergence en degrés-jours avec un seuil de 5 °C. Les données de température ont été récoltées à la fin de l'expérience de terrain. Les températures durant la période de ponte ont été plus fraîches en mai pour les deux années de l'expérimentation (Annexe A Tableau A.1). Elles ont été légèrement supérieures en 2006

qu'en 2005. Juillet a été la période d'introduction la plus chaude les deux années durant. Le diamètre terminal des flèches a été mesuré sous le bourgeon terminal après la récolte.

1.3.6. Analyses chimiques :

En 2006, des analyses de la concentration en azote dans l'écorce ont été effectuées afin d'estimer la valeur nutritionnelle de la flèche terminale de chacun des traitements. L'analyse a été faite sur l'écorce d'une branche latérale prélevée du dernier verticille à la cime de tous les arbres utilisés dans l'expérimentation principale. Cette récolte a été faite le même jour qu'à la récolte des flèches terminales à la fin du développement des larves. Deux sections d'environ 5cm ont été prélevées du troisième tiers de chacune des branches des deux espèces de conifères testées, la première pour en mesurer le taux d'azote et la seconde la teneur en eau. Sur le terrain, les sections ont été disposées dans des sacs de plastiques hermétiques pour la congélation. Les échantillons pour la concentration en azote étaient placés à l'intérieur d'une glacière contenant de la glace sèche. Une fois transportés en laboratoire, ces sacs étaient congelés pour une semaine à -80°C puis conservés dans un congélateur à -5°C en attendant les manipulations. Le poids humide de l'écorce a été évalué le jour de la récolte et le poids sec quatre jours plus tard après séchage au four à 60°C. La différence entre les deux mesures permet de calculer le pourcentage d'humidité. Pour l'analyse de l'azote, les échantillons d'écorce ont d'abord été séchés dans un four à 60°C durant 24 heures pour ensuite être broyés à l'aide d'un moulin Wiley (1mm). La concentration en azote a été obtenue avec un appareil CNS-Leco (CNS Leco 2000).

En parallèle, une autre expérimentation a été menée pour connaître le degré de corrélation pour la teneur en azote et en eau entre la flèche terminale et la branche latérale. La même expérience a été faite avec le pin blanc et l'épinette de Norvège. Les arbres utilisés pour cette expérience ont été sélectionnés dans des plantations distinctes de l'expérience, dans la région de Québec. La plantation d'épinette de Norvège est située à St-Lambert de Lauzon (46 °6 N

71 °2 O) et la plantation de pin blanc est située à St-Alban (46 °8 N 72 °0 O). Les arbres choisis pour l'expérience étaient affectés par le charançon. À quatre périodes différentes (29 mai, 28 juin, 1^{er} août et 7 septembre), 10 arbres étaient choisis pour y prélever la flèche terminale et la branche latérale du dernier verticille. Les analyses ont été faites selon les méthodes décrites précédemment.

1.3.7. Analyse statistique :

Des analyses factorielles de la variance (ANOVA) à 2 critères de classification ont été effectuées sur les expériences menées sur l'épinette de Norvège et le pin blanc. Les variables indépendantes étaient la date d'introduction et le type de flèche, attribués au hasard aux flèches. Les traitements étaient structurés en bloc pour éliminer les variations dues au terrain. Il y avait 10 répétitions pour toutes les expérimentations (Tableau 1.1). Les variables dépendantes étaient le nombre de trous de ponte, le nombre d'insectes émergés, le taux d'émergence (nb d'émergence/nb de trous de ponte), le poids des insectes émergés, leur sexe et le temps de développement en degrés-jours. Ceux-ci ont été calculés avec un seuil de 5°C à partir de la date d'introduction. La sonde Tidbit®, se trouvant dans le manchon d'une flèche terminale, était réglée pour mesurer et enregistrer la température moyenne à toutes les heures. Au besoin, les données de dénombrement (par exemple le nombre de trous de ponte), ont été transformées en leur racine carrée et les autres mesures continues l'ont été en log afin de respecter les postulats de l'ANOVA, le plus important étant l'homogénéité de la variance (Scherrer 1984).

Le taux d'émergence a été déterminé comme le rapport de deux variables. Il s'en est suivi que son dénominateur était limité dans sa distribution car il ne pouvait être nul. Afin d'en tenir compte, l'analyse a porté sur le log du numérateur comme fonction du log du dénominateur et des variables explicatives. Le coefficient du dénominateur a été fixé, en utilisant la fonction « offset » dans la procédure du modèle linéaire généralisé « genmod » de

SAS®, un progiciel statistique. La distribution du numérateur était de type poisson, ce qui correspond à la distribution naturelle des données de dénombrement.

Test du taux d'émergence:

$$y_{j,k,l} = \text{Log}(\mu_{ij}) = \log(\chi_{ij}) + \omega + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ij,k}$$

i : date

j : type de flèche

k : bloc

ω : constante

α : effet de la date

β : effet du type de flèche

ε : erreur résiduelle expérimentale

y_{ij} : taux d'émergence

χ_{ij} : nombre de trous de ponte (variable « offset »)

μ_{ij} : nombre d'émergence (distribution poisson)

Tableau 1.1 : Sources de variations et degrés de libertés qui y sont associés pour les principales variables dépendantes: taux d'émergence, temps de développement et poids des insectes. EPØ : épinette de Norvège; PIB : pin blanc

Source de variation	Degrés de libertés	
	EPØ	PIB
Espèce		
Bloc	9	9
Type de flèche	2	1
Date d'introduction	2	2
Type de flèche*date d'introduction	4	2
Erreur	72	45
Total	89	59

Pour les autres variables comme le temps de développement ou le poids des insectes, les mêmes paramètres de la légende précédente ont été conservés, à l'exception de la variable « offset ».

En 2005, les variables du temps de développement et de poids ont été analysées en ajoutant l'effet du sexe comme variable explicative. À cause de cet ajout, la procédure « mixed » de SAS® a été privilégiée. De plus, une analyse binomiale du ratio des sexes a été effectuée avec les données de 2005 à l'aide de la procédure « genmod » de SAS®. En 2006, la donnée du sexe n'ayant pas été récoltée, le modèle demeure fidèle à celui du taux d'émergence, sans la variable « offset », mais la procédure « mixed » de SAS® a été conservée. Dans toutes les analyses de la variance effectuées, les traitements ont été analysés par des contrastes simples et polynomiaux définis à priori comme suit :

- T1 : Coupée hiver vs Coupée saison et Intacte
- T2 : Intacte vs Coupée saison
- I1 : Linéaire (date d'introduction)
- I2 : Quadratique (date d'introduction)
- T1*I1 : interaction effet linéaire, Coupée hiver
- T1*I2 : interaction effet quadratique, Coupée hiver
- T2*I1 : interaction effet linéaire, Intacte
- T2*I2 : interaction effet quadratique, Intacte

La concentration en azote et la teneur en humidité de l'écorce récoltée en 2006 a été analysée par une analyse de corrélation, avec JMP® entre les flèches latérales et terminales. Les résultats de cette analyse ont été présentés dans l'annexe B. Ensuite, une analyse de la variance de la teneur en azote et en humidité des flèches terminales et latérales ont été effectuées séparément avec la procédure « glm » de SAS. Une analyse des contrastes polynomiaux a été effectuée selon la date de prise de données.

1.4 Résultats :

1.4.1. Effet de la date d'introduction sur les flèches intactes :

Les données de 2005 montrent que la date d'introduction fait diminuer significativement la ponte et l'émergence sur les flèches intactes (contrastes polynomiaux, $p=0.0046$ et 0.0043 respectivement). La ponte diminue de plus de 50% de mai à juillet, passant de près de 70 trous de ponte par flèche à près de 20 sur les flèches intactes (Figure 1.1a). L'émergence elle, passe de 20 adultes en moyenne par flèche à près de 0 individus en juillet (Figure 1.1b). Cependant, le taux d'émergence, le temps de développement et le poids des insectes n'ont pas varié significativement d'une introduction à l'autre ($p=0.091$, 0.19 , 0.68 , Figure 1.2, Tableaux 1.2 et 1.3). En ce qui concerne le taux d'émergence, le grand intervalle de confiance enregistrée ne permet pas de discerner statistiquement de tendance, même si les moyennes semblent montrer une variation. En revanche, le temps de développement et le poids ne semblent pas varier selon la date d'introduction.

En 2006, la performance de ponte et d'émergence a très peu varié sur les flèches intactes d'épinette de Norvège (Figures 1.3a et 1.4a) et de pin blanc (Figures 1.3b et 1.4b). La performance de ponte est restée entre 20 et 30 trous de ponte par flèche sur l'épinette de Norvège et à moins de 10 pour le pin blanc. Le peu de ponte a engendré peu d'émergence, restant près de 0 pour les deux espèces. Il en a été de même pour le taux d'émergence qui est demeuré très faible d'une introduction à l'autre et ce pour les deux espèces hôtes étudiées (Figure 1.5). De plus, tant sur l'épinette de Norvège que sur le pin blanc, il n'y a pas eu de variation du temps de développement ($p=0.65$ et 0.36) et du poids des insectes ($p=0.46$ et 0.72) sur les flèches intactes d'une date d'introduction à l'autre (Tableaux 1.2 et 1.3).

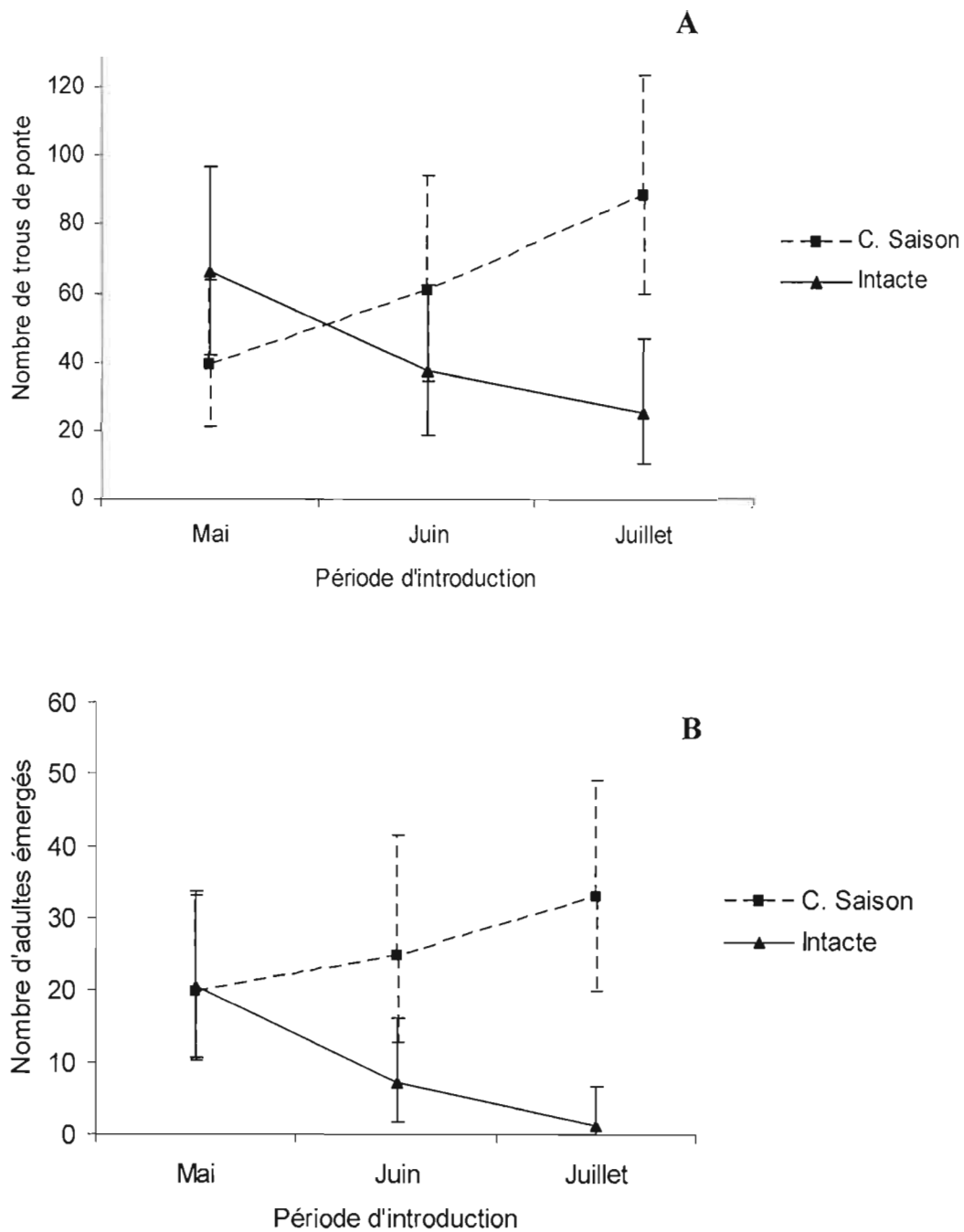


Figure 1.1 : Performance de ponte A) et d'émergence B) du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège selon la date d'introduction pour l'expérience de 2005. Les données sont les moyennes retransformées de la racine carrée de la ponte pour les différents traitements. Les intervalles de confiance à 95% de probabilité sont montrés. C.saison= coupée saison.

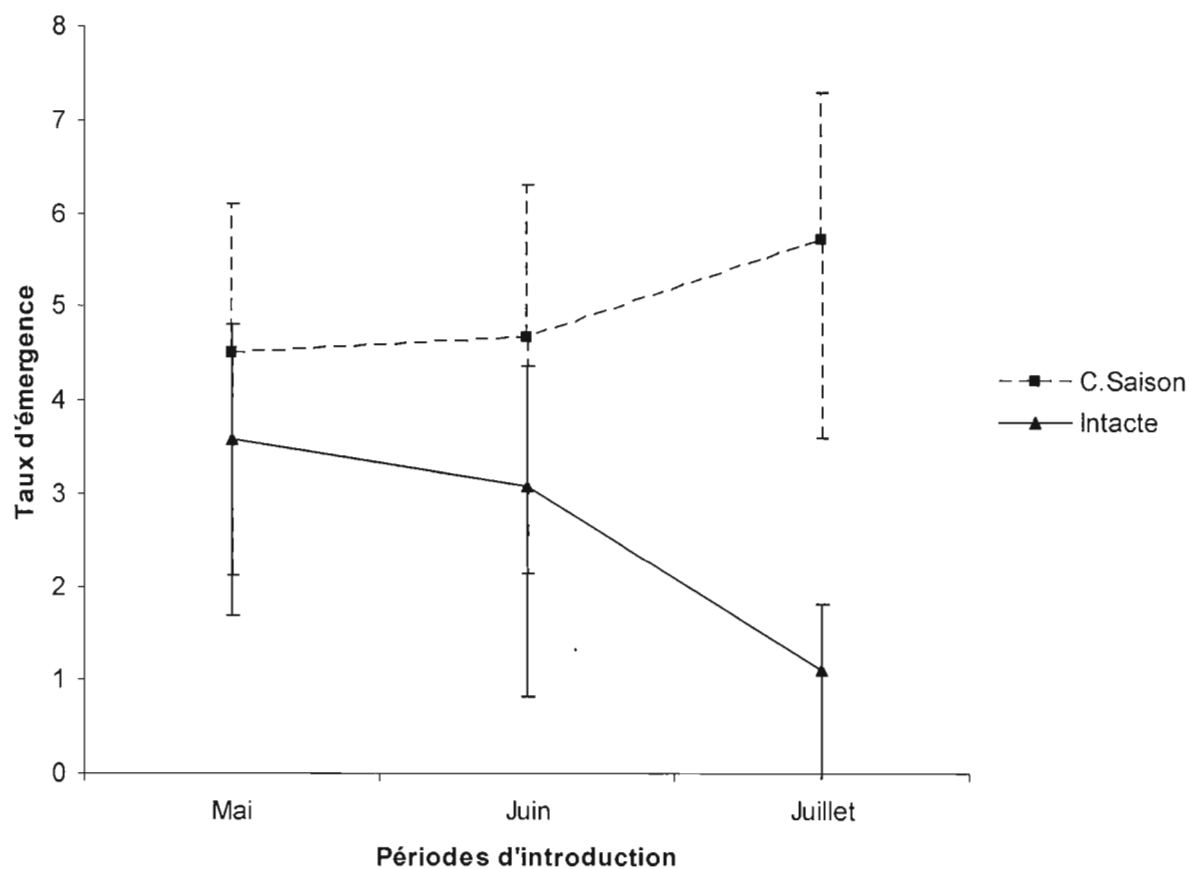


Figure 1.2: Taux d'émergence du charançon du pin blanc (nombre d'adultes émergés/nombre de trous de ponte) sur des flèches d'épinette de Norvège en 2005. Les valeurs sont les moyennes retransformées du logarithme inverse du taux d'émergence. C.saison= coupée saison. Les intervalles de confiance à 95% de probabilité retransformés sont montrés.

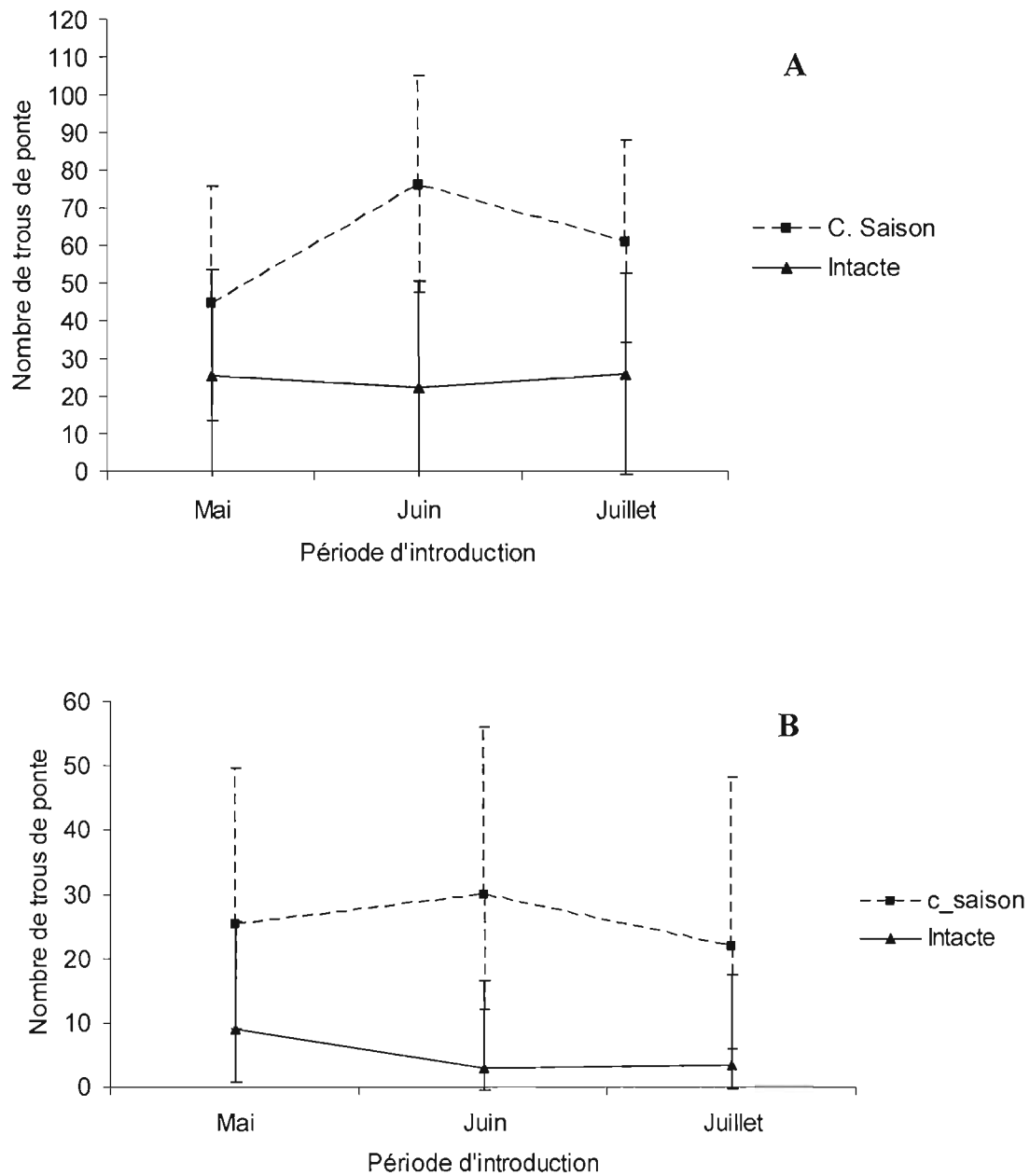


Figure 1.3 : Performance de ponte des adultes du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) pour l'expérience de 2006. Les données sont les moyennes retransformées de la racine carrée de l'émergence pour les différents traitements. Les intervalles de confiance à 95% de probabilité sont montrés. C.saison= coupée saison.

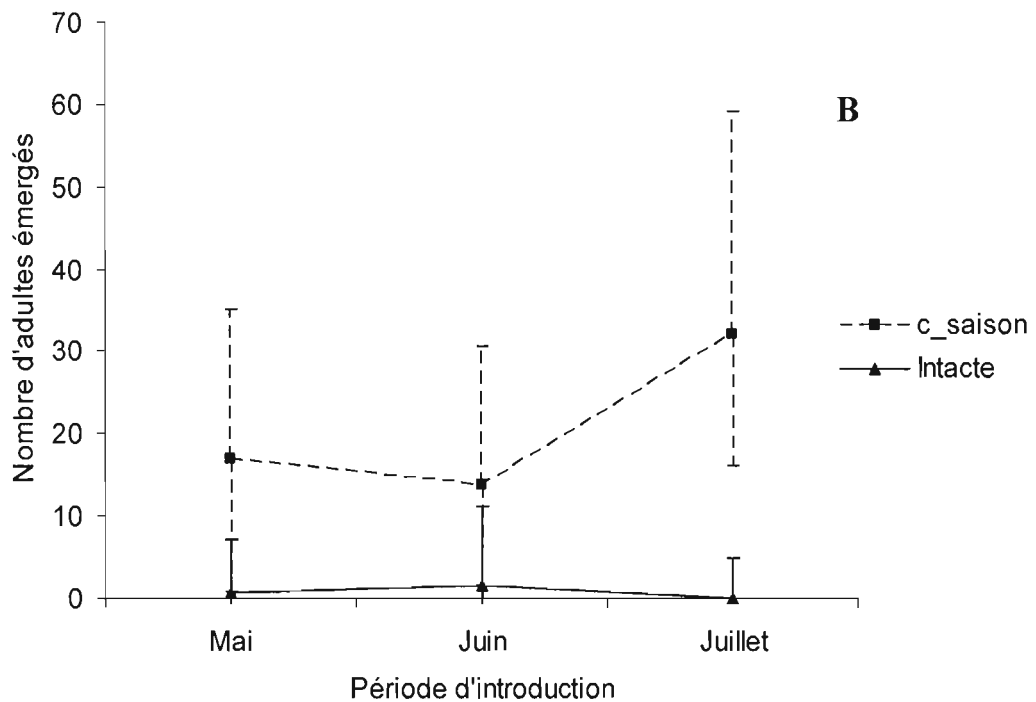
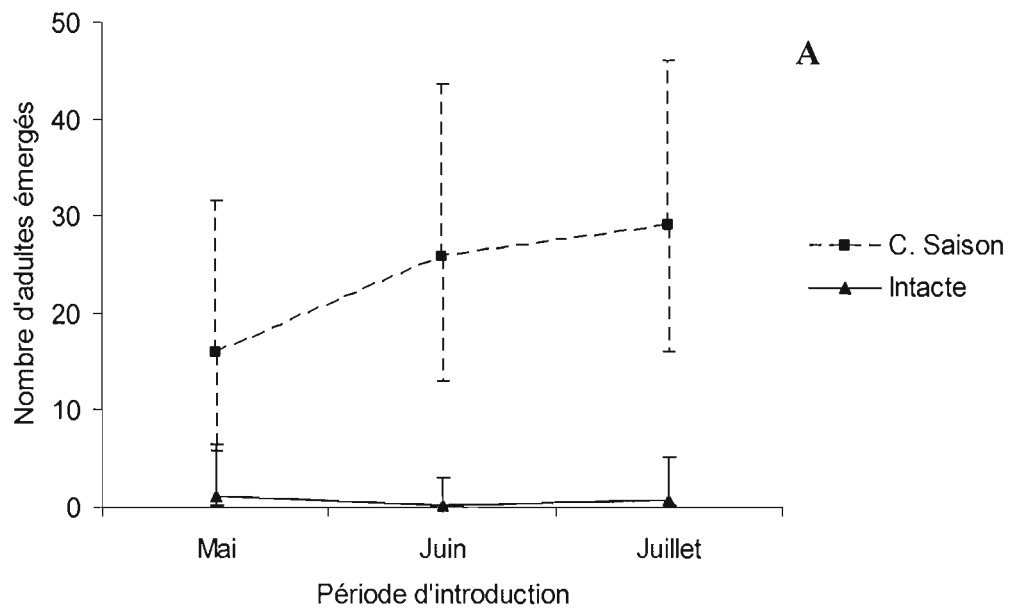


Figure 1.4 : Performance d'émergence du charançon du pin blanc sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) en 2006. Les valeurs sont les moyennes pour les types de flèches et ont été retransformées de la racine carrée pour l'émergence. C.saison= coupée saison. Les intervalles de confiance à 95% de probabilité, retransformés selon le cas, sont montrés.

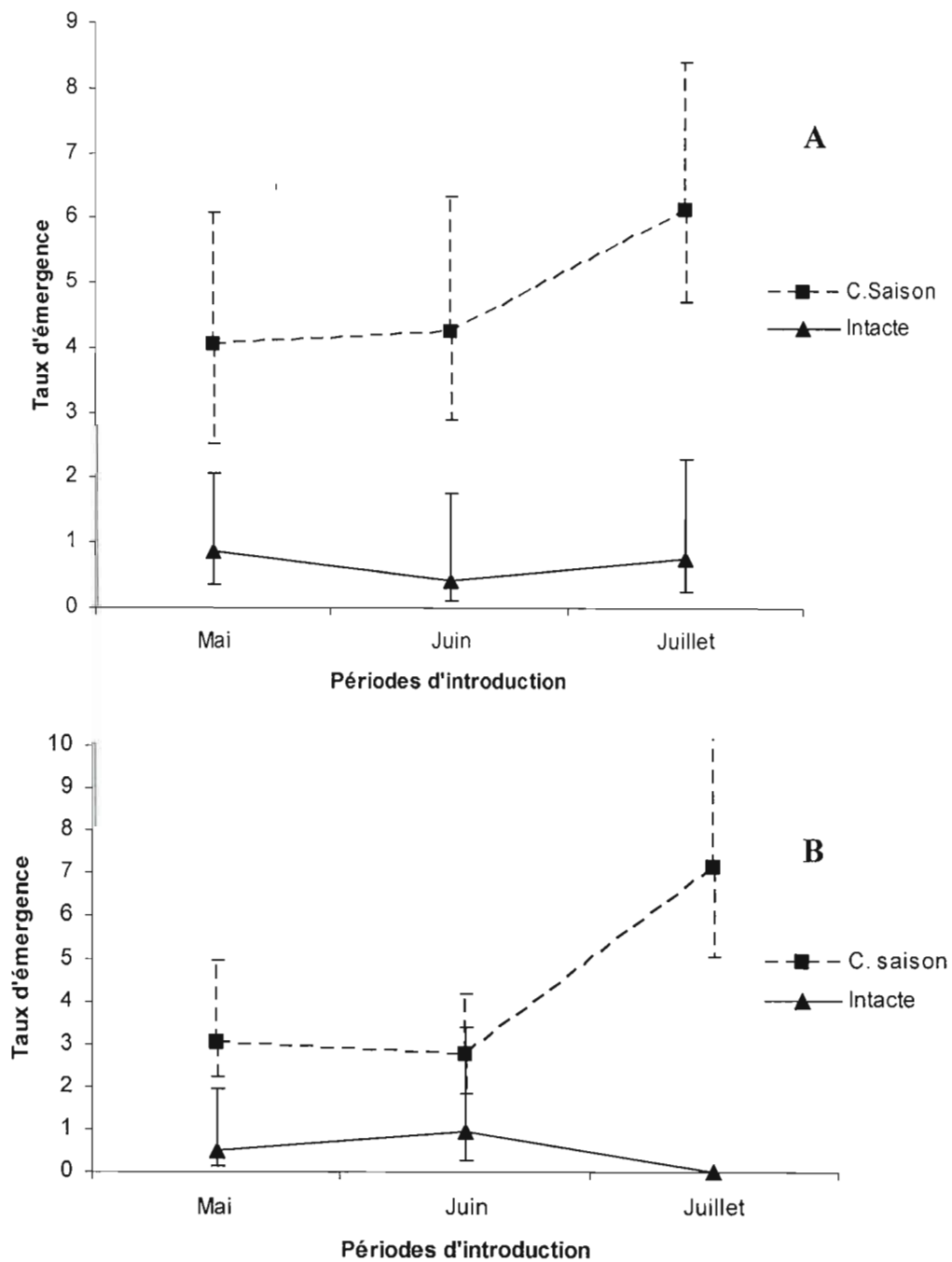


Figure 1.5: Taux d'émergence du charançon du pin blanc (nombre d'adulte émergés/nombre de trous de ponte) sur des flèches d'épinette de Norvège A) et de pin blanc B) en 2006. Les valeurs sont les moyennes retransformées du logarithme inverse du taux d'émergence. C.saison= coupée saison. Les intervalles de confiance à 95% de probabilité retransformés sont montrés

Tableau 1.2 : Temps de développement (degrés-jours, seuil de 5°C) des insectes émergés de flèches d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et d'épinette de Norvège et de pin blanc pour les expériences de 2006. Les données de 2006 sont les moyennes retransformées de la puissance 2/3 des temps de développement des insectes. Les valeurs entre parenthèses sont les intervalles de confiance à 95% de probabilité. C.saison= coupée saison.

Année	Espèces	Type de flèche	Sexe	Période d'introduction		
				Mai	Juin	Juillet
2005	Épinette de Norvège	C. Saison	femelle	946 (909-983)	999 (957-1041)	984 (947-1021)
		Intacte		1002 (966-1039)	981 (927-1034)	994 (913-1075)
		C. Saison	mâle	934 (897-970)	991 (950-1033)	970 (933-1007)
		Intacte		994 (958-1030)	969 (915-1022)	1012 (936-1089)
2006	Épinette de Norvège	C. Saison	mâle et	1148 (1101-1195)	1186 (1147-1227)	1105 (1069-1142)
			femelle	1254 (1190-1318)	1228 (1119-1341)	1287 (1218-1357)
		Intacte				
	Pin blanc	C. Saison	mâle et	1170 (1119-1223)	1261 (1205-1317)	1127 (1072-1182)
				1200 (1070-1335)	1209 (1096-1326)	1171 (963-1393)
		Intacte	femelle			

Tableau 1.3 : Poids (g) des adultes émergés de flèches d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et d'épinette de Norvège et de pin blanc pour les expériences de 2006. Les données de 2006 des flèches d'épinette de Norvège sont les moyennes retransformées de la racine carrée du poids des insectes. Les valeurs entre parenthèses sont les intervalles de confiance à 95% de probabilité. C.saison= coupée saison.

Année	Espèces	Type de flèche	sexe	Période d'introduction		
				Mai	Juin	Juillet
2005	Épinette de Norvège	C. Saison	femelle	0.0096 (0.0087-0.010)	0.010 (0.0091-0.011)	0.011 (0.0098-0.012)
		Intacte		0.0099 (0.0091-0.011)	0.0092 (0.0079-0.010)	0.0082 (0.0064-0.010)
		C. Saison	mâle	0.0087 (0.0078-0.0096)	0.0093 (0.0083-0.01)	0.0098 (0.0089-0.011)
		Intacte		0.0090 (0.0082-0.0099)	0.0085 (0.0073-0.0098)	0.0078 (0.0060-0.0096)
2006	Épinette de Norvège	C. Saison	mâle et femelle	0.0080 (0.0069-0.0092)	0.0095 (0.0084-0.011)	0.0092 (0.0082-0.010)
		Intacte		0.0083 (0.0070-0.0099)	0.010 (0.0077-0.014)	0.0087 (0.0072-0.011)
	Pin blanc	C. Saison	mâle et femelle	0.0095 (0.0087-0.010)	0.0098 (0.0089-0.011)	0.0099 (0.0090-0.011)
		Intacte		0.011 (0.0087-0.013)	0.0098 (0.0078-0.012)	0.0089 (0.0055-0.012)

1.4.2. Effet du type de flèche sur la reproduction du charançon:

La performance de ponte ainsi que le nombre d'émergence ont été influencés significativement en 2005 par le type de flèche ($p=0.02$ et 0.0003 respectivement). La ponte et l'émergence ont été nettement supérieures dans les flèches coupées de saison que dans les flèches intactes ($p=0.06$ et 0.0001 , Figure 1.1). En effet, la ponte sur les flèches intactes est en mai à un peu plus de 60 trous de ponte par flèche en moyenne et ne cesse de diminuer en juin et en juillet, passant à environ 20 trous par flèche. Sur les flèches coupées, on observe la relation inverse (contrastes polynomiaux, effet quadratique, $p=0.0046$), passant d'environ 40 trous de ponte par flèche en mai à plus de 80 en juillet. Quant à l'émergence, la moyenne de mai d'environ 20 adultes par flèches pour les deux types de flèches se différencie substantiellement en juin et davantage en juillet (contrastes polynomiaux, effet quadratique $p=0.0043$). Dès l'introduction de juin, la production d'adultes sur les flèches intactes passe sous la barre des 10 adultes par flèches et continue sa chute à près de 0 individus par flèche en juillet. Quant aux flèches coupées, la production d'adultes de l'introduction de juin augmente de 5 adultes par flèche et en juillet franchit la barre des 30 adultes par flèche. Le taux d'émergence a aussi été inférieur pour les flèches intactes que pour les flèches coupées (contraste simple $p=0.0009$, Figure 1.2). Pour les flèches intactes, le taux a diminué de 3,5 insectes émergés par trous d'oviposition en mai à près de un insecte émergé en juillet. Les flèches coupées ont produit de mai à juillet au moins quatre adultes par trous d'oviposition, allant jusqu'à plus de cinq en juillet. Cependant la variation de mai à juillet du taux d'émergence n'a pas été significative pour les deux traitements (interaction date d'introduction et type de flèche $p=0.10$).

En 2006 la performance de ponte sur les flèches d'épinette de Norvège n'a pas été influencée par le type de flèche ($p=0.46$). Cependant, la ponte sur des flèches intactes a été constamment sous le seuil de 30 trous de ponte par flèche tandis qu'elle a été supérieure à 40 pour les flèches coupées durant les trois introductions (Figure 1.3a). La puissance du test ne permet pas de voir des différences significatives sur la variation de la performance de ponte. En

revanche, l'émergence a été affectée significativement par le type de flèche ($p < 0.0001$). L'émergence a été toujours très près de 0 pour les flèches intactes tandis que les flèches coupées saison ont commencé à plus de 15 individus par flèches en moyenne en mai et ont augmenté à 25 en juin et 30 en juillet (contrastes polynomiaux, effet linéaire $p = 0.0077$, Figure 1.4a). Le taux d'émergence a été encore une fois supérieur sur les flèches coupées saison que sur les flèches intactes (contrastes simples, < 0.0001 , Figure 1.5a). Le nombre d'adultes produits par trous d'oviposition était toujours inférieur à un sur les flèches intactes tandis qu'il est resté supérieur à quatre pour toutes les introductions sur les flèches coupées saison (contrastes polynomiaux, effet linéaire $p = 0.51$).

Sur les flèches de pin blanc, la performance de ponte et d'émergence ont varié significativement selon le type de flèche ($p = 0.022$ et < 0.0001). La performance de ponte et d'émergence du charançon a été au moins 2,5 fois supérieure sur le traitement des flèches coupées que sur les flèches intactes (Figures 1.3b et 1.4b). Durant les 3 introductions, la ponte est restée inférieure à 10 trous de ponte en moyenne par flèche sur les flèches intactes, tandis qu'elle est demeurée entre 20 et 30 sur les flèches coupées (contraste polynomiaux, effet linéaire $p = 0.30$). L'émergence d'adultes a pratiquement été nulle sur les flèches intactes tandis qu'elle a varié de moins de 20 individus par flèche en mai à plus de 30 en juillet sur les flèches coupées saison. Le taux d'émergence a été significativement supérieur sur les flèches coupées saison que sur les flèches intactes ($p < 0.0001$, Figure 1.5b). Le nombre d'adultes par trous de ponte a été tout le temps inférieur à un sur les flèches intactes tandis qu'il était supérieur à 4 sur les flèches coupées saison.

1.4.3. Autres effets du type de flèche sur le charançon :

En 2005, le temps de développement n'a pas varié en fonction des types de flèche ($p = 0.39$) ni en fonction de leur sexe ($p = 0.19$). Il a été en moyenne sous la barre des 1000 degrés-jours. (Tableau 1.2). Le poids des insectes émergents n'a pas varié entre les flèches

intactes et les flèches coupées saison (contraste simple $p=0.059$ Tableau 3). Le poids des femelles a cependant été légèrement supérieur à celui des mâles ($p<0.0001$), mais se situaient près de 0.01g pour les deux sexes.

En 2006, le temps de développement sur les flèches d'épinette de Norvège a été supérieur sur les flèches intactes, se situant entre 1200 et 1300 degrés-jours, par rapport aux flèches coupées saison où le temps requis pour compléter le développement se situait entre 1100 et 1200 (contraste simple $p=0.0001$, Tableau 1.2). Le poids des insectes émergeants des flèches intactes était également similaire au poids des insectes émergeants des flèches coupées saison (contraste simple, $p=0.82$). Le poids moyen des insectes dans toute l'expérimentation a été près de 0.009g (Tableau 1.3).

Le temps de développement n'a pas varié de façon significative entre les types de flèches dans le modèle du pin blanc ($p=0.87$, Tableau 1.2). Le temps requis pour compléter le développement des adultes s'est situé entre 1150 et 1300 degrés-jours. Le poids des adultes émergeants a été similaires pour les deux types de flèches utilisées dans cette expérience ($p=0.91$), se situant autour de 0.01g (Tableau 1.3).

1.4.4. Flèches d'hiver :

Les résultats des flèches d'hiver ont été obtenus à partir de l'analyse de la variance faite sur l'ensemble des données. La performance de ponte en 2005 a été supérieure en moyenne sur les flèches d'hiver (contraste simple, $p=0.038$), mais l'émergence d'adultes n'a pas été significativement différente de la moyenne des autres types de flèches (contraste simple, $p=0.27$, Tableau 1.4). La ponte n'a pas varié d'une introduction à l'autre (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.22$) tandis que l'émergence a diminué de mai à juillet (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.0077$). De même, le taux d'émergence sur les flèches d'hiver n'a pas été différent en moyenne par rapport aux autres types de flèches

(contraste simple, $p=0.74$). De mai à juillet, il n'a pas varié significativement entre les introductions, passant en mai à plus de quatre adultes émergents par trou de ponte par flèche à un peu plus de deux adultes en juin et en juillet. Le temps d'émergence n'a pas été différent sur les flèches d'hiver des autres types de flèches (contraste simple, $p=0.61$), oscillant autour de 1000 degrés-jour pour les deux sexes ($p=0.19$) et durant les trois périodes d'introduction (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.26$). Le poids des insectes émergés des flèches d'hiver ne différait pas de celui des insectes émergents des autres types de flèches ($p=0.19$). Il n'a pas non plus varié entre les introductions (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.25$).

En 2006 la performance de ponte sur les flèches d'hiver d'épinette de Norvège n'a pas été différente des autres types de flèches ($p=0.46$). Elle a varié de la même manière que les flèches coupées de saison, passant de plus de 30 trous de ponte en moyenne par flèche à près de 80 en juin et repassant à près de 60 en juillet (contraste polynomial, effet quadratique $p=0.029$, Tableau 1.4). Le nombre d'adultes émergés des flèches d'hiver a été en moyenne inférieur par rapport aux flèches coupées de saison ($p=0.0006$) et supérieur par rapport aux flèches intactes. Le nombre d'émergences a varié de mai à juillet, passant de 23 individus par flèche en mai à 6 en juin et 9 en juillet (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.0077$). Le taux d'émergence a été en moyenne inférieur sur les flèches d'hiver que sur les flèches coupées de saison (contraste simple, $p=0.0046$), et supérieur aux flèches intactes. Le taux d'émergence sur les flèches d'hiver n'a pas été constant de mai à juillet et a diminué de plus de moitié, passant de près de 6 adultes par trous de ponte à moins de 2 adultes (contraste polygonal, effet linéaire $p=0.0070$). Le temps de développement sur les flèches d'hiver a été inférieur aux flèches intactes (contraste simple, $p=0.0050$), mais semblable à celui sur les flèches coupées de saison. Les insectes émergents des flèches d'hiver ont mis 1100 degrés jours pour les trois périodes d'introduction pour compléter leur développement (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.47$, Tableau 1.6). Le poids des insectes émergés des flèches d'hiver était inférieur à celui des insectes émergés des autres types de flèches (contraste simple, $p<0.0001$) et il a diminué d'une introduction à l'autre (contraste polynomial, effet linéaire $p=0.0025$), passant de 0.008g en mai à 0.007g en juin et 0.0065g en juillet.

1.4.5. Morphologie des flèches :

L'analyse du diamètre des flèches montre un effet de date d'introduction significatif et une interaction significative entre le type de flèche et la date d'introduction ($p < 0.0001$ et < 0.0001 respectivement). L'analyse des contrastes montre que les traitements coupées saison et intacte augmente de façon quadratique, mais pas pour les flèches d'hiver ($p = 5,7 \times 10^{-6}$, Tableau 1.5). L'effet de bloc est également significatif ($p = 0,0173$).

Tableau 1.4 : Performance du charançon du pin blanc sur les flèches d'hiver d'épinette de Norvège pour l'expérience de 2005 et 2006 en regard avec différentes variables. Les données sont les moyennes retransformées de la racine carrée des différentes variables. Les valeurs entre parenthèse sont les intervalles de confiance à 95%. ♀= femelle, ♂= mâle. - = non évalué

Année	Variable	Sexe	Périodes d'introduction		
			Mai	Juin	Juillet
2005	nombre de trous de ponte	-	59.95 (36.61-89.01)	87.30 (58.55-121.78)	67.42 (42.50-98.07)
	nombre d'adultes émergés	-	24.71 (13.67-39.00)	20.56 (10.13-34.63)	14.63 (6.51-25.99)
	taux d'émergence (émergence/ponte)	-	4.34 (2.92-6.44)	2.83 (1.79-4.47)	2.61 (1.60-4.27)
	poids (g)	♀	0.0094 (0.0085-0.010)	0.0085 (0.0075-0.0094)	0.0090 (0.0080-0.0099)
		♂	0.0091 (0.0082-0.0099)	0.0082 (0.0073-0.0091)	0.0087 (0.0078-0.0096)
	temps de développement (degrés-jours)	♀	965 (930-1002)	1028 (989-1067)	982 (943-1022)
		♂	971 (935-1006)	1015 (976-1053)	970 (932-1009)
2006	nombre de trous de ponte	-	31.21 (3.82-58.60)	72.89 (45.57-100.21)	56.85 (30.04-83.65)
	nombre d'adultes émergés	-	23.49 (11.73-39.31)	16.62 (7.06-30.21)	9.4 (2.78-19.83)
	taux d'émergence (émergence/ponte)	-	5.72 (4.06-8.07)	2.96 (1.97-4.44)	1.94 (1.19-3.18)
	poids (g)	-	0.0083 (0.0074-0.0094)	0.0067 (0.0060-0.0076)	0.0065 (0.0058-0.0073)
	temps de développement (degrés-jours)	-	1137 (1099-1176)	1179 (1140-1218)	1134 (1096-1172)

Tableau 1.5 : Diamètre (mm) des flèches d'épinette de Norvège utilisées pour l'expérience de 2005 selon la date d'introduction et différents types de flèches. Les données sont les moyennes retransformées du logarithme du diamètre pour tous les traitements. Les intervalles de confiance à 95% retransformés sont montrés. C.hiver = coupée hiver, C.saison= coupée saison.

Type de flèche	Période d'introduction		
	Mai	Juin	Juillet
C. Hiver	7,2 (6.0-8.6)	7,0 (5.8-8.3)	6,4 (5.4-7.7)
C. Saison	6,7 (5.6-8.0)	8,6 (7.1-10.4)	9,9 (8.3-11.8)
Intacte	8,1 (6.8-9.7)	8,1 (6.6-9.8)	13,0 (10.8-15.6)

1.4.4. Taux d'azote de l'écorce :

La corrélation entre le taux d'azote des flèches latérales et terminales est faible pour les deux espèces d'hôte étudiées ($r^2 = 0,24$ pour l'épinette de Norvège et $0,19$ pour le pin blanc, annexe B, Tableau B.1). Ainsi, moins de 30% de la variation de la teneur en azote de la flèche terminale peut être expliquée par la teneur en azote de la flèche latérale. La teneur en azote des flèches terminales récoltées dans les plantations de St-Alban et St-Lambert a augmenté pour l'épinette de Norvège et pour le pin blanc (contrastes polygonaux, effet quadratique $p=0.022$ et effet cubique $2.0 \cdot 10^{-4}$, Tableau 1.6). L'azote a passé de 0.79 en mai à 1.36% en août chez l'épinette de Norvège et de 0.76 à 1.34% chez le pin blanc pour les mêmes périodes. En contrepartie, dans l'écorce des flèches latérales d'épinette de Norvège récoltées à St-Lambert, il n'y a pas eu de variation de la teneur en azote ($p=0.059$). Dans les flèches latérales de pin blanc récoltées à St-Alban, la teneur en azote a augmenté (contraste polynomial, effet cubique $p=0.0001$). L'azote est demeuré autour de 0.73 à 0.85% de mai à août pour l'épinette de Norvège et est passé de 0.78 à 1.65% chez le pin blanc durant les mêmes périodes.

La teneur en azote dans les flèches latérales des arbres utilisés pour l'expérience sur le charançon n'a pas varié significativement pour l'épinette de Norvège mais a augmenté sur le pin blanc ($p=0.46$ et contraste polygonal, effet linéaire $p=1.6 \times 10^{-9}$, voir Tableau 1.6). La teneur en azote est demeurée autour de 0.7% pour l'épinette de Norvège de mai à juillet, tandis qu'il est passé de 0.69 à 0.95% dans le pin blanc.

1.4.5 Taux d'humidité de l'écorce :

La corrélation entre la teneur en eau de l'écorce des flèches terminales et latérales, est faible pour les deux espèces d'arbre étudiées ($r^2=0.23$ pour l'épinette de Norvège et 0.02 pour le pin blanc, annexe B, Tableau B.5). Très peu de la variation du taux d'humidité dans les flèches latérales n'a donc pu être expliquée par le taux d'humidité dans les flèches terminales. La teneur en eau dans les flèches terminales de pin blanc et d'épinette de Norvège prélevées sur les plantations de St-Alban et St-Lambert a augmenté (contrastes polynomiaux, pin blanc effet quadratique $p=0.0046$ et épinette de Norvège effet cubique $p=0.0001$, Tableau 1.7). La teneur en eau a passé de 56% en mai a augmenté en juin à 68% puis a recouvert son taux initial en août chez l'épinette de Norvège. Chez le pin blanc, la concentration en eau était de 67% en mai puis a augmenté en juin à 69% puis est redescendu à 62% en août. Sur les flèches latérales de ces mêmes arbres, il n'y a pas eu de variation du taux d'humidité pour le pin blanc ($p=0.43$), tandis que la teneur en eau augmentait de mai à août sur l'épinette de Norvège (contraste polynomial, effet quadratique $p=6.3 \times 10^{-7}$). La teneur en eau est restée pour le pin blanc autour de 66% tandis qu'elle est passée de 51% en mai à 62% en juin pour finalement atteindre 55% en août chez l'épinette de Norvège.

Dans les flèches latérales de l'expérience sur le charançon, le taux d'humidité diminue pour l'épinette de Norvège (contraste polygonal, effet quadratique $p=0.041$) mais ne varie pas pour le pin blanc ($p=0.45$, Tableau 1.7). Chez l'épinette de Norvège, la teneur en eau est passée de 64% en mai à 56% en juillet, tandis qu'elle est demeurée autour de 65% chez le pin blanc.

Tableau 1.6 : Pourcentages d'azote dans l'écorce interne de flèches latérales et terminales d'épinette de Norvège et de pin blanc mesurés en 2006 à différentes périodes durant la saison de croissance. Deux expériences sont montrées. Les valeurs sont les moyennes retransformées du logarithme du pourcentage d'azote à chacun des échantillonnages. Les valeurs entre parenthèses sont les intervalles de confiance à 95%.

Expérience principale (flèches latérales)					
Espèce	Mai	Juin	Juillet		
Épinette de Norvège	0.72 (0.60-0.86)	0.67 (0.56-0.80)	0.71 (0.59-0.85)		
Pin blanc	0.69 (0.63-0.74)	0.81 (0.74-0.87)	0.95 (0.88-1.04)		
Expérience secondaire					
Section	Espèce	Mai	Juin	Juillet	Août
Terminale	Épinette de Norvège	0.79 (0.72-0.88)	0.87 (0.78-0.96)	0.98 (0.89-1.09)	1.36 (1.23-1.51)
	Pin blanc	0.76 (0.69-0.84)	1.49 (1.36-1.65)	1.35 (1.23-1.49)	1.34 (1.22-1.50)
Latérale	Épinette de Norvège	0.73 (0.65-0.83)	0.71 (0.63-0.80)	0.86 (0.76-0.97)	0.85 (0.75-0.96)
	Pin blanc	0.78 (0.71-0.86)	1.01 (0.92-1.10)	0.96 (0.88-1.06)	1.65 (1.50-1.81)

Tableau 1.7 : Pourcentages d'humidité dans l'écorce interne de flèches latérales et terminales d'épinette de Norvège et de pin blanc mesurés en 2006 à différentes périodes durant la saison de croissance. Deux expériences sont montrées. Les valeurs entre parenthèses sont les intervalles de confiance à 95%.

Expérience principale (flèches latérales)					
Espèce		Mai	Juin	Juillet	
Épinette de Norvège		64.02	62.52	56.42	
		(62.23-65.81)	(60.74-64.32)	(54.63-58.21)	
Pin blanc		63.82	67.94	60.67	
		(55.75-71.88)	(59.87-76.00)	(51.95-69.38)	
Expérience secondaire					
Section	Espèce	Mai	Juin	Juillet	Août
Terminale	Épinette de Norvège	56.77	68.04	59.98	56.64
		(54.28-59.27)	(65.54-70.54)	(57.48-62.48)	(54.01-59.27)
	Pin blanc	67.64	69.42	67.94	62.00
		(65.04-70.23)	(66.83-72.01)	(65.34-70.53)	(59.4-64.59)
Latérale	Épinette de Norvège	51.24	62.01	62.68	55.50
		(48.22-54.26)	(59.00-65.03)	(59.66-65.69)	(52.49-58.52)
	Pin blanc	65.73	69.90	66.67	65.66
		(61.54-69.91)	(65.72-74.09)	(62.48-70.85)	(61.47-69.84)

1.5 Discussion :

1.5.1 Effet de la phénologie :

Les résultats de cette étude démontrent que la performance reproductive du charançon du pin blanc varie selon le stade phénologique de l'épinette de Norvège. Sur une flèche intacte, la performance de ponte et le nombre d'adultes émergeants diminuent avec l'avancement du stade physiologique de la flèche en condition naturelle. La baisse de production d'adultes observée en 2005 et 2006 sur les flèches d'épinette de Norvège a pu être causée par la baisse de la ponte elle-même et c'est pourquoi le taux n'aurait pas varié significativement. En 2006, sur les flèches intactes de pin blanc, la ponte et le nombre d'émergence ont été si faibles qu'il n'est pas possible d'observer la même variation. Il est notable que la performance du charançon n'ait pas été stable sur les flèches d'hiver durant l'expérience de 2006, entre chacune des introductions. Ces flèches auraient dû nous fournir un substrat uniforme. À cause de cette variation, nous ne pouvons pas comparer directement la variation de la performance du charançon entre 2005 et 2006 sur l'épinette de Norvège. Le poids des insectes émergés et le temps d'émergence en 2005 et en 2006 n'ont pas été affectés par le développement physiologique de la flèche. C'est donc dire que la vigueur (Lavallée *et al.* 1993a) des larves n'a pas été significativement affectée par une variation phénologique de l'écorce. L'induction de canaux traumatiques et la formation *de novo* de composés toxiques lors d'attaques (McKay *et al.* 2003) n'auraient pas affecté la survie des larves de manière substantielle.

Ainsi, seule la ponte serait significativement affectée par l'avancement phénologique de l'arbre, une relation rapportée par Trudel *et al.* (1998). Ils expliquent ce phénomène par la régression ovarienne des femelles s'alimentant d'un matériel de moins bonne qualité nutritionnelle. Une performance de ponte plus faible permet aux femelles d'allouer ces ressources à leur longévité et de remettre l'oviposition à un autre moment où les conditions seraient meilleures (Awmack et Leather 2002). Le scolyte typographe (*Ips typographus* (L.))

et le scolyte du pin (*I. pini* (Say)) sont eux aussi affectés par les changements nutritionnels qui s'opèrent dans l'écorce avec la saison (Baier 1996 *a*; Redmer *et al.* 2001). Les femelles du charançon observent un maximum de ponte en début de saison, ce qui correspond au potentiel reproductif optimum. La variation phénologique de la flèche, *i.e.* une variation de la teneur en éléments essentiels (comme l'eau, les protéines et les composés énergétiques) et en composés de défense (composés de la résine : terpènes et sesquiterpènes) de la diète de la femelle modulerait cet optimum. Ces changements nutritionnels de la réserve des hydrates de carbone et de l'équilibre de l'eau peuvent aussi affecter la qualité de la défense de l'arbre dans la saison (Baier *a* 1996).

Sur les flèches coupées saison, la performance du charançon s'est accrue significativement. Pourtant, ces flèches ont également évolué chimiquement dans la saison de croissance. Ceci laisse croire à un mécanisme plus important que la valeur nutritionnelle qui viendrait influencer le comportement de ponte, la capacité de ponte ou la production d'œufs. Plusieurs études (Tomlin et Borden 1996; Alfaro 1996) rapportent l'effet de la résistance de l'arbre sur le comportement de ponte du charançon. Cette résistance serait en partie due aux composés de défense présents dans la résine et dans le l'écorce, notamment les composés de la famille des terpènes comme l' α -pinène (Alfaro 1995). Selon Hulme (1995), cette résistance est plus ou moins importante en fonction de la phénologie de l'arbre et est aussi influencée par les conditions environnementales du site. Ainsi l'on pourrait expliquer en partie les différences entre la performance de ponte en 2005 qui s'est déroulée sur un autre site qu'en 2006. La performance de ponte a pu être influencée à la fois par la variation de la qualité alimentaire de la flèche et aussi de façon plus importante par la variation des composés chimiques toxiques qui influencent son comportement de ponte, soit par exemple des composés répulsifs présents dans la résine (Awmack et Leather 2002; Nicole *et al.* 2006). D'autres études relatent que le flux de la résine augmente au fil de la saison de croissance (Warren *et al.* 1999; Legault 2005). Il est donc probable que différents facteurs reliés à la défense de l'arbre (flux de la résine, concentration et composition en terpènes) soit le moteur phénologique qui modifie le potentiel reproductif du charançon. Cependant, la faible intensité de la variation de la performance du charançon entre les différentes introductions ne permet pas de penser

qu'un arbre à débourrement hâtif pourrait avoir un avantage compétitif sur les autres et échapper aux dommages causés par le charançon. En effet en 2005, même en juin la ponte faite par le charançon a été fructueuse et une génération d'adulte a été produite. Les travaux de Poulin *et al.* (2006) montrent d'ailleurs qu'une variation de la date de débourrement de l'épinette de Norvège n'affecte pas la performance de ponte de l'insecte. La qualité de la performance des insectes en 2006 n'est peut-être pas équivalente d'une introduction à l'autre puisqu'une variation du nombre d'émergences, du poids des insectes et du temps d'émergence sur les flèches d'hiver d'épinette de Norvège a été observée.

1.5.2. Effet du type de flèche :

Le principal effet observé sur le taux d'émergence, la ponte et l'émergence était dû au type de flèche. Le patron est le même en 2006, l'effet du type de flèche y est aussi très important pour les deux espèces étudiées. Bien que des études sur le charançon faites par Lavallée *et al.* (1993 *a*) montrent que le charançon préfère se développer sur un matériel frais, dans notre étude la performance du charançon était favorisée sur les traitements où la flèche était coupée par rapport aux flèches intactes. D'après Lavallée *et al.* (1993 *a*), les flèches coupées (sans eau) semblent avoir une qualité nutritive inférieure pour les larves de charançons que la flèche intacte. L'étude de Lavallée *et al.* (1993 *a*) portait cependant sur des flèches ayant supporté une même ponte et sensiblement de même taille, ce qui n'était pas le cas de notre étude. Les flèches utilisées lors du traitement juin et juillet étaient très avancées phénologiquement. Ces flèches étant très grosses (en moyenne entre 8,26 et 11,84 mm), les insectes ont suffisamment de matériel pour compléter leur développement, même si leur valeur nutritive est inférieure. En effet, les travaux de Sullivan (1961) et de Legault (2005) montrent que le diamètre des flèches, en particulier l'épaisseur de l'anneau subcortical, a un impact sur la performance de ponte. Ceci explique la différence du taux d'émergence, qui correspond à la survie des larves, entre les flèches coupées et intactes.

Pour corroborer le résultat sur le taux d'émergence, l'effet du type de flèche est significatif sur le temps d'émergence des adultes pour le test sur l'épinette de Norvège de 2006 seulement. Dans ce cas, les insectes se développent à l'intérieur des flèches intactes en un temps supérieur. Le temps d'émergence n'a par contre pas varié significativement en 2005 ni dans les flèches de pin blanc. Le développement pourrait être ralenti par une écorce contenant des canaux actifs, comme c'est le cas dans les flèches intactes. L'effet du type de flèche pourrait donc affecter non pas seulement le nombre d'insecte produit et le taux d'émergence mais aussi le temps mis par les larves pour se développer et devenir adultes. Cette variable peut jouer un rôle dans la survie des larves puisque le risque de prédation par les oiseaux et les larves de *Lonchea corticis* Taylor (Nealis 1998) est plus élevé si le temps de développement est plus long.

L'analyse faite sur le poids n'a pas été probante quant à l'effet du type de flèche. Les résultats n'ont fait que confirmer que les femelles sont plus massives que les mâles. Lavallée *et al.* (1993 *a*) avaient observé un effet de la qualité du substrat plus important sur le poids des adultes émergés que sur leur nombre. Le poids constitue un facteur important dans la valeur de la fitness de l'insecte. Un charançon de masse élevée pondrait davantage (Honek 1993) ou pourrait être plus résistant au gel (Harvey 1985; Hokkanen 1993).

L'amplitude de la supériorité de performance de ponte et de survie des larves sur le traitement coupée saison par rapport au traitement intacte, montre une différence vitale entre les deux types de flèche. Cette différence se rapporte donc aux propriétés de la flèche qu'elle perd lorsqu'elle est coupée. Il ne s'agit pas de la valeur nutritive de l'écorce puisqu'on s'attend à ce qu'elle soit équivalente sur les flèches coupées (Lavallée *et al.*, 1993 *a*). La différence tiendrait surtout à la valeur défensive qu'a la flèche intacte par rapport à la flèche coupée. Le flux de résine dans les canaux est maintenu par une pression hydrostatique interne, maintenue par la turgescence des cellules (Rosner et Hannrup 2004). Cette pression est annulée dès qu'une ouverture est pratiquée dans les canaux, et c'est ce qui se produit lorsque la flèche est coupée. De plus, la flèche intacte est capable de déployer une rapide induction de la défense en réaction à l'alimentation du charançon (Nicole *et al.* 2006), ne

pouvant s'opérer sur les flèches coupées. La présence de défense dans la flèche terminale est donc dans cette expérience le principal agent de contrôle de la performance de la femelle pondeuse, comme suggéré par Alfaro (1988). En effet la grande différence observée entre les flèches coupées et les flèches intactes traduirait l'impact qu'a le flux de la résine sur la survie et le développement des larves, et en conséquence sur l'émergence et le taux d'émergence. Le système de défense que possède la flèche terminale des deux espèces étudiées est assez efficace pour diminuer la production d'adultes et ralentir l'accroissement de la population de charançon dans une plantation par exemple.

Entre les deux essences étudiées, nous avons pu observer une différence entre la performance de ponte, d'émergence et de taux d'émergence tant sur les flèches coupées qu'intactes. En effet, l'insecte a moins pondu et les larves ont moins survécu sur les flèches de pin blanc que sur les flèches d'épinette de Norvège. On sait que le pin blanc produit davantage de résine que l'épinette de Norvège (Legault 2005), ce qui s'est traduit par une plus faible émergence sur cette espèce en 2006. Legault (2005) rapporte également que l'épaisseur du diamètre cortical chez l'épinette de Norvège est supérieure, fournissant au charançon davantage de ressource pour sa croissance et ainsi permettre un taux d'émergence supérieur, ce qui a été observé. Une étude sur les choix alimentaires montre que le charançon préfère pondre sur l'hôte exotique, l'épinette de Norvège, en défaveur de son hôte indigène, le pin blanc (Hamel *et al.* 1994). Le pin blanc posséderait de meilleures caractéristiques que l'épinette de Norvège pour résister au charançon et limiter sa reproduction, sans doute parce qu'il a évolué en sympatrie avec l'insecte.

1.5.3. Chimie de l'écorce :

La variation de la teneur en azote dans l'écorce a déjà été documentée par Legault (2005) et Hamel *et al.* (1994) qui obtenaient une diminution au cours de la saison de croissance. Par contre, les mesures effectuées en 2006 sur les flèches d'épinette et de pin

montrent un autre patron de variation. En effet en 2006 la teneur en azote a augmenté dans les flèches latérales de pin blanc (Tableau 1.6). Warren *et al.* (1999) ont vu le taux d'azote dans l'écorce augmenter lors de tests de fertilisations. Dans notre cas, les plantations d'épinette de Norvège et de pin blanc n'ont pas été fertilisées durant l'année de l'expérience. Aucune information n'a été trouvée permettant d'expliquer cette augmentation. Cependant, l'année 2006 a été une année où la production de cônes a été très importante, demandant énormément de ressources à l'arbre. Les concentrations en azote de 2006 étaient plus basses que celles rapportées par d'autres études (Legault 2005; Hamel *et al.* 1994). Il est intéressant de constater en parallèle la faible ponte et la faible émergence sur ces flèches. L'azote aurait peut-être un rôle à jouer dans la faible performance de ponte et d'émergence observées sur les flèches intactes de 2006.

Une variation de la teneur en eau dans l'écorce a été aussi observée. La teneur en eau augmente en premier lieu puis redescend sous la teneur initiale. L'eau comme l'azote sont des éléments essentiels dans l'alimentation des insectes. Ils pourraient avoir influé sur la performance du charançon. Trudel *et al.* (1998) suggéraient qu'une valeur nutritive inadéquate de l'alimentation de l'insecte pourrait avoir un effet négatif sur sa performance de ponte. Redmer *et al.* (2001) suggèrent que l'eau est un facteur prédominant dans la nutrition du scolyte du pin (*Ips pini* (Say)), et que la diminution de sa teneur lors de la lignification de l'écorce qui s'opère dans la saison de croissance, affecterait sa survie. On sait d'après l'étude de Lavallée *et al.* (1993) que les flèches coupées maintenues dans l'eau ont un taux d'humidité de l'écorce plus élevé que dans les flèches intactes. Ce facteur est peut-être clé dans le fait que la ponte sur les flèches coupées augmentait dans le temps plutôt que diminuer, un résultat obtenu aussi par Legault (2005). Baier *b* (1996) montre que la variation de la réserve d'eau et de carbone peut aussi affecter le niveau de défense dans l'écorce de l'épinette de Norvège et ainsi indirectement affecter le comportement de ponte. La teneur élevée en eau durant l'introduction de juin a pu être bénéfique à la performance de l'insecte sur les flèches intactes et ainsi atténuer sa diminution.

Ces différences notables que l'on observe entre 2005 et 2006 au niveau de la performance de ponte, de l'émergence et du temps d'émergence des adultes, pourraient avoir été causées par les différences de site, de teneur en azote ou de la température. En effet la température a été plus chaude en 2006. Une température plus élevée aura l'effet d'accélérer le développement des insectes mais aussi pourrait avoir un effet sur le métabolisme de l'arbre hôte et ainsi nuire au charançon par une défense accrue. De plus, le charançon cherche à retourner au sol lors de températures trop élevées, ce qu'il n'a pu faire lors de l'expérience (Alfaro *et al.* 2002).

1.6. Conclusion :

Cette étude montre que le charançon du pin blanc est influencé dans son développement par la qualité du substrat nourricier dans lequel il se reproduit. Sa performance pourrait être affectée par les canaux résinifères contenus dans l'écorce de la flèche terminale. Les changements dans la chimie et de la défense au fil de la saison de croissance altèrent aussi la performance de reproduction du charançon. Il en résulte une diminution de la ponte et du nombre d'adultes émergés. Le taux de survie des larves est aussi affecté par la qualité du substrat, mais pas par la variation saisonnière de la flèche. Ce qui laisse penser qu'il n'y a pas d'effet de la phénologie sur la survie des larves de charançon, mais un effet sur le nombre d'adultes qui émergent à cause de la variation de la ponte. La variation de la teneur en azote et en eau et de la défense de l'arbre par les propriétés de la résine dans les canaux résinifères cause une diminution de la ponte et donc une diminution de la production d'adultes. Du point de vue de l'insecte, on peut traduire cela par une pression sélective en faveur d'un comportement de ponte hâtif, comportement qui est bel et bien observé en nature. Il est important de souligner que le long temps de développement du charançon (800 à 1000 degrés-jours environ) ne permettrait pas à l'insecte de se reproduire aussi tard qu'en juillet sous les latitudes nordiques où s'est déroulée l'étude. Si on compare entre les performances de juin et de mai, la différence est toujours importante et il peut s'avérer réellement avantageux pour le charançon de pondre en mai. Sur des échelles de temps plus petites comme des semaines ou des jours qui peuvent correspondre à des

différences de date de débourrement, aucun effet de la phénologie n'est observable sur la performance de ponte ou celle des larves. Il semble donc que le charançon possède une fenêtre phénologique assez large pour sa reproduction si on le compare à d'autres insectes folivores printaniers. Il n'existerait donc pas, comme c'est le cas d'espèces de lépidoptères comme la phalène brumeuse *O. brumata*, d'effet de fluctuation de la population selon le degré de synchronisme chez le charançon.

Les populations naturelles de charançon seraient donc affectées par la défense de ses hôtes, *i.e.* par la présence de composés chimiques de l'écorce affectant sa performance de ponte. La défense agit efficacement pour ralentir l'accroissement de la population en réduisant le nombre d'insectes émergents. Cet effet de la défense serait plus ou moins fort selon le site et l'espèce hôte, le pin blanc offrant une meilleure résistance que l'épinette de Norvège. En forêt, l'abondance naturelle de pin blanc est très variable mais ne soutiendrait probablement qu'une petite population d'insectes, parce que l'abondance des flèches terminales y est limitante. Dans le cas d'une plantation, la population d'insecte arrive tout de même à augmenter à cause de l'abondance d'hôtes disponibles et de la haute probabilité d'y trouver un partenaire pour l'accouplement. Dans ces conditions artificielles, un contrôle est donc primordial si on veut limiter les dégâts que peut faire le charançon.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude s'est penchée sur la relation phénologique entre le charançon du pin blanc et deux de ses hôtes, l'épinette de Norvège et le pin blanc. Ce genre de lien a été démontré pour des espèces folivores mais peu pour un insecte s'alimentant de l'écorce. Chez certaines espèces d'insectes, la variation de la chimie foliaire affecte la ponte ou la survie des larves, selon le degré de synchronisme avec la plante, allant même chez certaines, à causer au niveau de la population des fluctuations d'année en année, selon le degré de synchronisme entre l'insecte et la plante. L'effet du développement saisonnier de l'hôte a donc été testé sur la performance de l'insecte. Il a été démontré par ce travail que la performance de ponte est affectée par l'avancement phénologique de la flèche terminale sur laquelle il se reproduit. Cette baisse de la ponte, et d'autres facteurs venant nuire au développement des larves comme les canaux résinifères et la diminution de la teneur en eau, provoqueraient une baisse dans le nombre d'adultes émergés. Le comportement de la ponte a pu être affecté par la présence d'inhibiteurs dans la résine de l'écorce des flèches intactes ou par une faible qualité nutritive du substrat, particulièrement l'azote, occasionnant la régression de l'appareil reproducteur des femelles.

Comme l'ont montré aussi des travaux antérieurs, les flèches d'épinette de Norvège stimulent davantage la ponte que le pin blanc. Une adaptation possible du pin blanc au charançon serait d'avoir diminué la concentration, dans son écorce ou sa résine, de composés olfactifs ou gustatifs qui stimuleraient la ponte. Il a été aussi montré que les flèches terminales des deux espèces se défendent assez bien contre l'insecte en diminuant le nombre d'émergences par rapport à une flèche coupée non active. L'activité de la résine joue donc un rôle majeur pour diminuer la performance de l'insecte en freinant l'accroissement de la population du charançon.

Cependant le taux d'émergence des œufs de charançon ne varie pas de façon significative entre les périodes phénologiques testées. La survie ne serait donc pas affectée par la

phénologie de la flèche. Les larves de charançon seraient donc capables de se développer complètement dans un substrat de qualité inférieure et sans augmenter significativement son temps de développement, pourvu que le substrat soit suffisamment abondant. En effet, tardivement en saison, avec un nombre de larves inférieur et un diamètre de flèche supérieur, le taux de survie des larves n'a pas été affecté. Cependant on peut penser que le charançon acquiert un bénéfice au niveau de sa fitness en adoptant un comportement de ponte printanier, en produisant davantage d'adultes. Il serait intéressant de vérifier dans une autre étude si les populations de prédateurs interfèrent avec la période optimale conférée par la plante et, de ce fait, s'ils déplacent cet optimum. La période optimale de ponte pour le charançon est suffisamment large cependant, pour qu'il n'y ait pas de risque d'asynchronie comme c'est le cas chez des espèces de lépidoptère. On n'assistera pas à des fluctuations de populations importantes selon le degré de synchronisme avec son hôte. Le charançon aurait donc toute la latitude pour s'adapter à la phénologie d'un insecte prédateur.

Dans cette optique, il n'apparaît pas envisageable de créer des variétés de pin ou d'épinette de Norvège capables de devancer leur développement suffisamment pour diminuer la quantité d'œufs pondus sur sa flèche. Les efforts dans les croisements génétiques devraient alors davantage porter sur la capacité des branches latérales à reprendre une dominance apicale en causant un minimum de perte de qualité suite à une attaque du charançon. Déjà on sait que l'épinette de Norvège est moins susceptible d'avoir des défauts dans sa forme et la qualité du bois que le pin blanc. D'un autre côté le pin blanc stimule moins la ponte du charançon. Pour améliorer ces essences, il faudrait procéder à une sélection génétique, soit par la méthode traditionnelle de croisement ou par les nouvelles méthodes génétiques moléculaires. Dans ce dernier cas, les gènes responsables de gérer la reprise de la dominance en cas de perte de la flèche terminale et ceux reliés aux composés attractifs et répulsifs devraient être identifiés et comparés entre les deux essences. Une vitesse de croissance élevée est aussi à privilégier car on sait que le charançon n'attaque pas les arbres trop élevés. Il s'agirait donc de diminuer le nombre d'années où l'arbre est susceptible au charançon, donc de diminuer le nombre d'attaques potentielles et leurs défauts subséquents. De plus, les efforts de lutte contre le charançon seraient étendus sur un plus petit nombre d'années.

ANNEXE A

DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET DÉTAILS DES ANALYSES DES DONNÉES SUR LE CHARANÇON DU PIN BLANC

Tableau A1 : Moyenne des températures durant les périodes de ponte pour les deux années d'expériences..	57
Tableau A2 : Analyse de la mortalité des insectes introduits.	57
Tableau A3 :Analyse du sexe des adultes de charançon du pin blanc émergés de flèches d'épinette de Norvège en 2005..	58
Tableau A4 : Ratio du nombre de mâles par rapport au total des insectes émergés de flèches d'épinette de Norvège durant l'expérience de 2005.....	58
Tableau A5 : Analyse de la ponte du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.	59
Tableau A6: Analyse de l'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	60
Tableau A7: Analyse du taux d'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	61
Tableau A8: Analyse du temps de développement du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	63
Tableau A9: Analyse du poids des charançons émergés de flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc.....	64

Tableau A.1 : Moyenne des températures durant les périodes de ponte pour les deux années d'expériences. Les données entre parenthèse présentent les intervalles de confiance à 95% de probabilité.

Année	Période de ponte	Température (°C)
2005	Mai	16.94 (16.35-17.52)
	Juin	20.21 (19.74-20.68)
	Juillet	19.18 (16.08-22.27)
2006	Mai	17.12 (16.48-17.77)
	Juin	18.72 (18.12-19.32)
	Juillet	21.42 (20.81-22.04)

Tableau A.2 : Analyse de la mortalité des insectes introduits. Effet des différents traitements analysés avec «glimmix» de SAS®. n=153. Trois expérimentations sont présentées. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc

Effet	Degré de liberté	F	p>F
EpØ 2005 n=153			
date	2	0.00	0.10
traitement	2	0.00	0.10
date*traitement	4	0.06	0.10
bloc	9	0.43	0.92
sexe	1	0.00	0.98
date*sexe	2	0.00	0.10
traitement*sexe	2	0.00	0.10
date*traitement*sexe	4	0.59	0.67
EpØ 2006 n=153			
date	2	9.26	0.0002
traitement	2	0.46	0.63
date*traitement	4	0.58	0.68
bloc	9	1.13	0.34
sexe	1	5.38	0.02
date*sexe	2	2.42	0.092
traitement*sexe	2	0.54	0.59
date*traitement*sexe	4	0.44	0.78

PiB 2006 n=99			
date	2	1.05	0.35
traitement	2	1.76	0.19
date*traitement	4	0.25	0.78
bloc	9	1.15	0.34
sexe	1	3.67	0.058
date*sexe	2	3.41	0.037
traitement*sexe	2	0.02	0.89
date*traitement*sexe	4	1.29	0.28

Tableau A.3 : Analyse du sexe des adultes de charançon du pin blanc émergés de flèches d'épinette de Norvège en 2005. Effets des différents traitements sur le ratio de mâle par rapport au total, analysés avec «genmod» de SAS®. n=54.

Effet	Degré de liberté	F	p>F
Date	2	0.07	0.93
traitement	2	0.12	0.89
date*traitement	4	1.51	0.21
bloc	9	1.49	0.18

Tableau A.4 : Ratio du nombre de mâles par rapport au total des insectes émergés de flèches d'épinette de Norvège durant l'expérience de 2005. Les données sont les moyennes retransformées du logarithme du ratio de mâles émergés selon les différents traitements. Les valeurs entre parenthèse sont les intervalles de confiance à 95%. C.hiver = coupée hiver, C.saison= coupée saison.

C. Hiver	C. Saison	Intacte
1,11	1.08	0.95
(0.80-1.56)	(0.80-1.46)	(0.56-1.63)
Mai	Juin	Juillet
1.04	0.99	1.12
(0.76-1.41)	(0.68-1.44)	(0.67-1.87)

Tableau A.5 : Analyse de la ponte du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc. L'analyse a été faite sur la racine carrée des données brutes. L'analyse a été faite avec «glm» de SAS®. Les résultats de l'analyse des contrastes sont ensuite présentés. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc C.hiver = coupée hiver, C. saison = coupée saison.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
<i>EpØ 2005</i>					
Modèle	17	217.33	12.78	1.78	0.0494
date	2	1.83	0.91	0.13	0.88
traitement	2	59.11	29.55	4.11	0.02
date*traitement	4	108.04	27.01	3.76	0.0080
bloc	9	55.16	6.13	0.85	0.57
erreur	68	488.72	7.19	-	-
Total corrigé	85	706.05	-	-	-
<i>Contrastes</i>					
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	32.64	32.63	4.54	0.038
T2 :c.saison vs intacte	1	26.28	26.28	3.66	0.06
D1 : Linéaire	1	1.83	1.83	0.25	0.62
D2 : Quadratique	1	0.003	0.003	0.00	0.98
T1*D1	1	11.17	11.17	1.55	0.22
T1*D2	1	0.1	0.1	0.14	0.71
T2*D1	1	28.66	28.66	3.99	0.0498
T2*D2	1	61.86	61.86	8.61	0.0046
<i>EpØ 2006</i>					
Modèle	17	41268.00	2427.53	2.91	0.0012
date	2	6422.38	-	3.85	0.027
traitement	2	1302.67	-	0.78	0.46
date*traitement	4	4523.45	-	1.35	0.26
bloc	9	10109.53	-	1.35	0.23
erreur	60	50097.95	834.97	-	-
Total corrigé	77	91365.95	-	-	-
<i>Contrastes</i>					
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	79.94	-	-	0.76
T2 :c.saison vs intacte	1	1247.8	-	-	0.23
D1 : Linéaire	1	2636.4	-	-	0.081
D2 : Quadratique	1	4173.7	-	-	0.029
T1*D1	1	891.88	-	-	0.31
T1*D2	1	259.13	-	-	0.58
T2*D1	1	533.86	-	-	0.43
T2*D2	1	1811.6	-	-	0.15

PiB 2006					
Modèle	14	124.95	8.93	3.21	0.0039
date	2	3.58	-	0.60	0.55
traitement	1	16.20	-	5.83	0.022
date*traitement	2	5.52	-	0.99	0.38
bloc	9	46.94	-	1.88	0.096
erreur	29	80.63	2.78	-	-
Total corrigé	43	205.58	-	-	-
Contrastes					
T1 : c.saison vs intacte	1	16.20	-	5.83	0.022
D1 : Linéaire	1	3.11	-	-	0.30
D2 : Quadratique	1	0.015	-	-	0.94
T1*D1	1	0.93	-	-	0.57
T1*D2	1	8.21	-	-	0.096

Tableau A.6: Analyse de l'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc. L'analyse a été faite sur la racine carrée des données brutes. L'analyse a été faite avec «glm» de SAS®. Les résultats de l'analyse des contrastes sont ensuite présentés. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc, C.hiver = coupée hiver, C. saison = coupée saison.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ 2005					
Modèle	17	153.55	9.03	2.22	0.011
date	2	17.06	8.53	2.1	0.131
traitement	2	74.37	37.18	9.14	0.0003
date*traitement	4	51.64	12.91	3.17	0.019
bloc	9	25.73	2.86	0.7	0.70
erreur	66	268.49	4.07	-	-
Total corrigé	83	422.05	-	-	-
Contrastes					
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	5.09	5.09	1.25	0.27
T2 : c.saison vs intacte	1	69.67	69.67	17.13	0.0001
D1 : Linéaire	1	4.94	4.94	1.21	0.27
D2 : Quadratique	1	11.36	11.36	2.79	0.099
T1*D1	1	0.18	0.18	0.04	0.83
T1*D2	1	0.18	0.18	0.04	0.83
T2*D1	1	13.03	13.03	3.2	0.078
T2*D2	1	35.5	35.5	8.73	0.0043

EpØ 2006					
Modèle	17	277,07	16,30	7,23	<.0001
date	2	0,52	-	0,12	0,89
traitement	2	62,52	-	13,87	<.0001
date*traitement	4	24,45	-	2,71	0,038
bloc	9	12,78	-	0,63	0,77
erreur	60	135,21	2,25	-	-
Total corrigé	77	412,28	-	-	-
Contrastes					
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	29.30	-	-	0.0006
T2 :c.saison vs intacte	1		-	-	0.0005
D1 : Linéaire	1	0.50	-	0,12	0,64
D2 : Quadratique	1	0.04	-	0.11	0.90
T1*D1	1	17.13	-	-	0.0077
T1*D2	1	5.10	-	-	0.14
T2*D1	1	0.11	-	-	0.83
T2*D2	1	2.83	-	-	0.27
PiB 2006					
Modèle	14	222.33	15.88	9.35	<0.0001
date	2	4.26	-	1.25	0.29
traitement	1	53.69	-	31.62	<0.0001
date*traitement	2	17.31	-	5.10	0.01
bloc	9	24.97	-	1.63	0.14
erreur	42	71.31	1.70	-	-
Total corrigé	56	293.64	-	-	-
Contrastes					
T1 :c.saison vs intacte	1	53.69	-	31.62	1.4*10 ⁻⁶
D1 : Linéaire	1	2.66	-	-	0.22
D2 : Quadratique	1	1.84	-	-	0.3
T1*D1	1	9.79	-	-	0.02
T1*D2	1	8.70	-	-	0.03

Tableau A.7: Analyse du taux d'émergence du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc. L'analyse a été faite sur le logarithme des données brutes. L'analyse a été faite avec «genmod» de SAS®. Les résultats de l'analyse des contrastes sont ensuite présentés. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc, C.hiver = coupée hiver, C. saison = coupée saison.

Effet	Degré de liberté	F	p>F
EpØ 2005 n=66			
date	2	2.40	0.099
traitement	2	6.64	0.0023
date*traitement	4	2.01	0.10
bloc	9	0.59	0.80

<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	0.11	0.74
T2 : c.saison vs intacte	1	12.13	0.0009
D1 : Linéaire	1	0.96	0.33
D2 : Quadratique	1	3.65	0.06
T1*D1	1	0.91	0.34
T1*D2	1	0.12	0.73
T2*D1	1	0.15	0.70
T2*D2	1	6.25	0.015
EpØ 2006 n=58			
date	2	0.76	0.47
traitement	2	26.11	<0.0001
date*traitement	4	3.76	0.0087
bloc	9	0.66	0.75
<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1	8.70	0.0046
T2 : c.saison vs intacte	1	51.93	<0.0001
D1 : Linéaire	1	0.44	0.51
D2 : Quadratique	1	1.25	0.26
T1*D1	1	7.82	0.0070
T1*D2	1	0.35	0.56
T2*D1	1	0.16	0.69
T2*D2	1	0.38	0.54
PiB 2006 n=29			
date	2	0.44	0.65
traitement	1	26.00	<0.0001
date*traitement	2	1.84	0.18
bloc	9	1.33	0.26
<i>Contrastes</i>			
T1 : c.saison vs intacte	1	26.00	<0.0001
D1 : Linéaire	1	0.24	0.62
D2 : Quadratique	1	0.64	0.42
T1*D1	1	0.76	0.38
T1*D2	0	-	-

Tableau A.8: Analyse du temps de développement du charançon sur des flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc. Les analyses de 2006 a été faite sur la racine 2/3 des données brutes. L'analyse a été faite avec «mixed» de SAS®. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc, C.hiver = coupée hiver, C. saison = coupée saison.

Effet	Degré de liberté	F	p>F
<i>EpØ 2005</i>			
date	2/60.2	1.63	0.21
traitement	2/57.8	0.96	0.39
date*traitement	4/57.2	1.38	0.25
Bloc	9/51.9	0.81	0.61
sexe	1/1841	1.71	0.19
date*sexe	2/1833	0.27	0.76
traitement*sexe	2/1833	0.37	0.69
date*traitement*sexe	4/1826	0.59	0.67
<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs c.saison+intacte)	1/56.3	0.26	0.61
T2 :c.saison vs intacte	1/63.9	1.23	0.27
D1 : Linéaire	1/51.7	3.14	0.082
D2 : Quadratique	1/71.5	0.02	0.88
T1*D1	1/51.8	1.30	0.26
T1*D2	1/64.9	0.93	0.34
T2*D1	1/51.3	3.73	0.059
T2*D2	1/77.6	0.02	0.88
S : sexe	1/1841	1.71	0.19
S*T1	1/1832	0.01	0.92
S*T2	1/1847	0.69	0.41
S*D1	1/1810	0.34	0.56
S*D2	1/1849	0.48	0.49
S*T1*D1	1/1814	0.83	0.36
S*T1*D2	1/1840	0.84	0.36
S*T2*D1	1/1808	0.10	0.75
S*T2*D2	1/1853	1.12	0.29
<i>EpØ 2006</i>			
date	2/53.8	0.44	0.65
traitement	2/47.1	9.33	0.0004
date*traitement	4/48.7	1.19	0.33
Bloc	9/41.4	1.44	0.20

<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs c.saison+intacte)	1/47.9	8.68	0.0050
T2 :c.saison vs intacte	1/57.8	17.35	0.0001
D1 : Linéaire	1/55.5	0.54	0.47
D2 : Quadratique	1/52.8	0.53	0.47
T1*D1	1/48.1	0.63	0.43
T1*D2	1/49.1	0.21	0.65
T2*D1	1/61.1	0.78	0.38
T2*D2	1/57.9	4.27	0.043
PiB 2006			
date	2/22.2	1.08	0.36
traitement	1/23.2	0.03	0.87
date*traitement	2/21.7	0.47	0.63
Bloc	9/13.1	0.27	0.97
<i>Contrastes</i>			
T1 :c.saison vs intacte	1/23.2	0.03	0.87
D1 : Linéaire	1/16.8	1.15	0.30
D2 : Quadratique	1/31.4	1.16	0.29
T1*D1	1/16.7	0.77	0.39
T1*D2	-	-	-

Tableau A.9: Analyse du poids des charançons émergés de flèches d'épinette de Norvège et de pin blanc. L'analyse a été faite avec «mixed» de SAS®. Les résultats de l'analyse des contrastes sont ensuite présentés. EpØ= épinette de Norvège, PiB = pin blanc, C.hiver = coupée hiver, C. saison = coupée saison.

Effet	Degré de liberté	F	p>F
EpØ 2005			
date	2/58.3	0.39	0.68
traitement	2/56.1	3.69	0.031
date*traitement	4/55.5	1.71	0.16
Bloc	9/50.3	1.45	0.19
sexe	1/1814	35.23	<0.0001
date*sexe	2/1806	0.20	0.82
traitement*sexe	2/1806	2.42	0.0122
date*traitement*sexe	4/1800	0.21	0.93

<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1/54.5	1.79	0.19
T2 :c.saison vs intacte	1/62.1	3.71	0.059
D1 : Linéaire	1/50.1	0.68	0.41
D2 : Quadratique	1/69.4	0.05	0.82
T1*D1	1/50	1.34	0.25
T1*D2	1/62.6	0.08	0.77
T2*D1	1/50	1.47	0.23
T2*D2	1/75.3	3.10	0.082
S : sexe	1/1814	35.23	<0.0001
S*T1	1/1805	5.71	0.017
S*T2	1/1820	0.65	0.42
S*D1	1/1785	0.23	0.63
S*D2	1/1823	0.09	0.76
S*T1*D1	1/1788	0.21	0.64
S*T1*D2	1/1813	0.03	0.85
S*T2*D1	1/1783	0.07	0.79
S*T2*D2	1/1829	0.51	0.47
<i>EpØ 2006</i>			
Date	2/61.3	0.78	0.46
Traitement	2/56.4	11.26	<0.0001
date*traitement	4/57.6	3.43	0.014
Bloc	9/51.7	1.23	0.30
<i>Contrastes</i>			
T1 : c.hiver vs (c.saison+intacte)	1/56.2	19.51	<0.0001
T2 :c.saison vs intacte	1/64.7	0.05	0.82
D1 : Linéaire	1/63.2	1.39	0.24
D2 : Quadratique	1/60.7	0.43	0.51
T1*D1	1/56.4	10.03	0.0025
T1*D2	1/56.6	1.01	0.32
T2*D1	1/68.7	0.15	0.70
T2*D2	1/64.8	0.89	0.35
<i>PiB 2006</i>			
Date	2/24.7	0.33	0.72
Traitement	1/26.2	0.01	0.91
date*traitement	2/24.2	0.89	0.42
Bloc	9/14.4	1.11	0.41
<i>Contrastes</i>			
T1 :c.saison vs intacte	1/26.2	0.01	0.91
D1 : Linéaire	1/18.2	0.19	0.67
D2 : Quadratique	1/36.2	0.41	0.53
T1*D1	1	0.77	0.39
T1*D2	0	-	-

ANNEXE B

DÉTAILS DES ANALYSES SUR LES DONNÉES DE CHIMIE

Tableau B.1 : Analyse de la corrélation de la teneur en azote dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006.....	67
Tableau B.2: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales d'épinette de Norvège et de pin blanc récoltées en 2006, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc.	67
Tableau B.3: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.....	68
Tableau B.4: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.....	68
Tableau B.5: Analyse de la corrélation de la teneur en eau dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006.....	69
Tableau B.6: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc.	69
Tableau B.7: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.....	70
Tableau B.8: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert.....	70

Tableau B.1 : Analyse de la corrélation de la teneur en azote dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc, ter = terminale, lat = latérale.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ : [azote ter] = 0,36+ 0,81*[Azote lat]; R ² =0.22					
Modèle	1	0.70	0.70	12.10	0.0013
erreur	38	2.18	0.057	-	-
Total	39	2.88	-	-	-
PiB : [azote ter] = 0,84 + 0,37*[Azote lat]; R ² =0.20					
Modèle	1	0.81	0.81	9.27	0.0042
erreur	38	3.32	0.087	-	-
Total	39	4.14	-	-	-

Tableau B.2: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales d'épinette de Norvège et de pin blanc récoltées en 2006, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc. Les analyses ont été faites à partir du logarithme des données brutes. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	11	0.045	0.0041	1.19	0.36
date	2	0.0055	-	0.80	0.46
Bloc	9	0.039	-	1.28	0.31
Erreur	18	0.062	0.0034	-	-
C. Total	29	0.11	-	-	-
PiB					
Modèle	11	0.45	0.040	14.38	<0.0001
date	2	0.39	-	69.57	<0.0001
Bloc	9	0.047	-	1.84	0.13
Erreur	17	0.048	0.0028	-	-
C. Total	28	0.49	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	0.095	-	-	1.6*10 ⁻⁹
Quadratique	1	1.8*10 ⁻⁵	-	-	0.88

Tableau B.3: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert. Les analyses ont été faites à partir du logarithme des données brutes. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	3	0.054	0.018	2.72	0.059
date	3	0.054	-	2.72	0.059
Erreur	36	0.24	0.0066	-	-
C. Total	39	0.29	-	-	-
PiB					
Modèle	3	0.57	0.19	48.26	<0.0001
date	3	0.57	-	48.26	<0.0001
Erreur	36	0.14	0.0040	-	-
C. Total	39	0.72	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	0.46	-	-	8.0*10 ⁻⁸
Quadratique	1	0.038	-	-	0.004
Cubique	1	0.073	-	-	0.0001

Tableau B.4: Analyse de la teneur en azote dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert. Les analyses ont été faites à partir du logarithme des données brutes. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	3	0.32	0.11	22.55	<0.0001
date	3	0.32	-	22.55	<0.0001
Erreur	36	0.17	0.0047	-	-
C. Total	39	0.49	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	0.29	-	-	2.7*10 ⁻⁹
Quadratique	1	0.027	-	-	0.022
Cubique	1	0.0025	-	-	0.47
PiB					
Modèle	3	0.53	0.18	41.38	<0.0001
date	3	0.53	-	41.38	<0.0001
Erreur	36	0.15	0.0043	-	-
C. Total	39	0.69	-	-	-

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
<i>Contrastes</i>					
Linéaire	1	0.24	-	-	$7.0 \cdot 10^{-9}$
Quadratique	1	0.22	-	-	$2.1 \cdot 10^{-8}$
Cubique	1	0.071	-	-	0.071

Tableau B.5: Analyse de la corrélation de la teneur en eau dans l'écorce subcorticale de flèches terminales et de flèches latérales de pin blanc et d'épinette de Norvège récoltées en 2006. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc, ter = terminale, lat = latérale.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ : [humidité lat] = $25.62 + 0.54 \cdot [\text{humidité ter}]$; $R^2=0.22$					
Modèle	1	394.18	394.18	11.47	0.0017
Erreur	37	1271.11	34.54	-	-
Total	39	1665.29	-	-	-
PiB : [humidité lat] = $64.07 + 0.050 \cdot [\text{humidité ter}]$; $R^2= 0.02$					
Modèle	1	34.05	34.05	0.80	0.38
Erreur	38	1618.60	42.60	-	-
Total	39	1652.66	-	-	-

Tableau B.6: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon les 3 périodes d'échantillonnage dans des plantations divisées en bloc. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	11	0.035	0.0032	4.43	0.0026
date	2	0.032	-	22.31	<0.0001
Bloc	9	0.0030	-	0.46	0.88
Erreur	18	0.013	0.00073	-	-
C. Total	29	0.048	-	-	-
<i>Contrastes</i>					
Linéaire	1	0.029	-	-	$6.1 \cdot 10^{-6}$
Quadratique	1	0.0035	-	-	0.041
PiB					
Modèle	11	0.23	0.021	1.42	0.25
date	2	0.025	-	0.85	0.45
Bloc	9	0.22	-	1.66	0.18
Error	17	0.25	0.015	-	-
C. Total	28	0.48	-	-	-

Tableau B.7: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches latérales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	3	898.44	299.48	13.53	<0.0001
date	3	898.44	-	13.53	<0.0001
Erreur	36	796.93	22.14	-	-
C. Total	39	1695.37	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	90.56	-	-	0.051
Quadratique	1	805.28	-	-	$6.3 \cdot 10^{-7}$
Cubique	1	2.6	-	-	0.73
PiB					
Modèle	3	119.47	39.82	0.94	0.43
date	3	119.47	-	0.94	0.43
Erreur	36	1533.19	42.59	-	-
C. Total	39	1652.66	-	-	-

Tableau B.8: Analyse de la teneur en eau dans l'écorce de flèches terminales, selon 4 différentes périodes d'échantillonnage dans des plantations pures de pin blanc et d'épinette de Norvège situées à St-Alban et St-Lambert. Les analyses ont été faites à partir du logarithme des données brutes. EpØ = épinette de Norvège, PiB = pin blanc.

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
EpØ					
Modèle	3	843.63	281.21	18.56	<0.0001
date	3	843.63	-	18.56	<0.0001
Erreur	36	530.41	15.16	-	-
C. Total	39	1374.04	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	34.10	-	-	0.14
Quadratique	1	518.55	-	-	$1.2 \cdot 10^{-6}$
Cubique	1	287.45	-	-	0.0001
PiB					
Modèle	3	319.34	106.45	6.51	0.0012
date	3	319.34	-	6.51	0.0012
Erreur	36	588.84	16.36	-	-
C. Total	39	908.18	-	-	-
Contrastes					
Linéaire	1	169.5	-	-	0.0027
Quadratique	1	149.12	-	-	0.0046

Effet	Degré de liberté	Somme des carrés Type III	Carré moyen	F	p>F
Cubique	1	0.71	-	-	0.84

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Alfaro, R.I. 1985. Factors determining the feeding of the white pine weevil (*Coleoptera: Curculionidae*) on its coastal British Columbia host, Sitka spruce. *Proceeding of the Entomol. Soc. Ont. Supplement*. 116: 63-66.
- Alfaro R.I. 1988. Laboratory feeding and colonization of non-host lodgepole pine by two populations of *Pissodes strobi* (Peck) (*Coleoptera: Curculionidae*). *Can. Entomol.* 120: 167-173.
- Alfaro, R.I. 1995. An induced defense reaction in white spruce to attack by white pine weevil. *Can. J. For. Res.* 25: 1725-1730.
- Alfaro, R.I. 1996. Feeding and oviposition preferences of white pine weevil (*Coleoptera: Curculionidae*) on resistant and susceptible sitka spruce clones in laboratory bioassays. *Environ. Entomol.* 25: 1012-1019.
- Alfaro, R. I. and J. H. Borden 1980. Predation by *Lonchaea corticis* (Diptera: Lonchaeidae) on the white pine weevil, *Pissodes strobi* (*Coleoptera: Curculionidae*). *Can. Entomol.* 112: 1259-1270.
- Alfaro, R. I. and J. H. Borden. 1982. Host selection by the white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck: feeding bioassays using host and nonhost plants. *Can. J. For. Res.* 12: 64-70.
- Alfaro, R.I. and S.A.Y.Omule. 1990. The effect of spacing on Sitka spruce weevil damage to sitka spruce *Can. J. For. Res.* 20: 179-184.
- Alfaro, R.I., He, F. Tomlin, E., and G. Kiss. 1997. White spruce resistance to white pine weevil related to bark resin canal density. *Can. J. Bot.* 75: 568-573.
- Alfaro, R., Lewis, K. King, J., El-Kassaby, Y.A., Brown, G. and L.D. Smith. 2000. Budburst phenology of sitka spruce and its relationship to white pine weevil attack. *For. Ecol. Management* 127: 19-29.
- Alfaro, R. Borden, J.H., King, J.N., Tomlin E.S, McIntosh, R.L. and J. Bohlmann. Mechanisms of resistance in conifers against shoot infesting insects. The case of the white pine weevil *Pissodes strobe* (Peck) (*Coleoptera: curculionidae*), pp.105-130 *In* Wagner, M.R., Clancy, K.M., Lieutier, F. and T.D. Paine 2002. Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Dordrecht ; Boston : Kluwer Academic Publishers, 332 p.
- Archambault, L. J. Morissette, R. Lavallée and B. Comtois. 1993. Susceptibility of Norway spruce plantations to white pine weevil attacks in southern Québec. *Can. J. For. Res.* 23:2362-2369.
- Awmack, C. S. and S. R. Leather. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Ann. rev. Entomol.* 47: 817-844.
- Baier, P. 1996 *a* Inference of vigour and host quality of Norway spruce, *Picea abies*, towards the development of *Ips typographus* (*Coleoptera: Scolytidae*). *Entomologia-Generalis*. 21 (1-2) 27-35.
- Baier, P. 1996. *b* Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to controlled attacks of *Ips typographus* (L.) (*Col., Scolytidae*) in relation to tree parameters. *J. App. Ent.* 120(10): 587-593.

- Belyea, R. M. and C. R. Sullivan., 1956. The white pine weevil: a review of current knowledge. *For. Chron.* 32: 58-67.
- Blanche C.A., Lorio, P.L., Sommers, R.A., Hodges, J.D., and T.E. Nebeker. 1992. Seasonal cambial growth and development of loblolly pine – xylem formation, inner bark chemistry, resin ducts and resin flow. *For. Ecol. Management.* 49: 151-165.
- Boucher, D., Mauffette, Y. and R. Lavallée. 2001 *a*. Biological performance of the white pine weevil in different host species and in two ecological regions of Southern Quebec. *Can. J. For. res.* 31(11): 2026-2034.
- Boucher, D., R. Lavallée and Y. Mauffette. 2001 *b*. Biological performance of the white pine weevil in relation to the anatomy of the resin canal system of four different host species. *Can. J. For. res.* 31: 2035-2041.
- Collinge, S. K. and S. M. Louda. 1989. Influence of plant phenology on the insect herbivore/bittercress interaction. *Oecologia*, 79(1):111-116.
- Coulombe, C. G. Bélanger R. Lavallée G. Laflamme et G. Daoust. 2004. Un outil de contrôle simple et efficace contre le charançon et la rouille vésiculeuse du pin blanc. Développement économique Canada.
- Daoust, G. 1996. Épinette de Norvège: 2, Charançon du pin blanc 1. *L'Aubelle* 112: 12-14.
- Dixon, W. N. and M. W. Houseweart. 1982. Life tables of the White Pine Weevil, *Pissodes strobi*, in central Maine. *Environ. Entomol.* 11(3) : 555-564.
- Dussourd, D. E. and R. F. Denno. 1991. Deactivation of plant defense - correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology.* 72: 1383-1396.
- Edwards, P. B. and W. J. Wanjura. 1989. Eucalypt-feeding insects bite off more than they can chew: sabotage of induced defenses ? *Oikos* 54: 246-248.
- Eidt, D. C. and C. H. A. Little. 1970. Insect control through induced host-insect asynchrony: a progress report. *J. Econ. Entomol.* 63: 1966-1967.
- Feeny, P. P. eds. J. Wallace and R. Mansell. 1976. Plant apparency and chemical defense. In "Biochemical interactions between plants and insects." *Recent adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Hamel, M., Bause E. and R. Lavallée. 1994. Feeding and oviposition interspecific preferences of adult white pine weevil (*Coleoptera: Curculionidae*) in Québec. *Environ. Entomol.* 23: 923-929.
- Harvey, G.T. 1985. Egg weight as a factor in the overwintering survival of spruce budworm (*Lepidoptera: Tortricidae*) larvae. *Can. Entomol.* 117: 1451-1461.
- Hokkanen, H.M.T. 1993. Over wintering survival and spring emergence in *Meligethesaeneus* ± effects of body-weight, crowding, and soil treatment with *Beauveria bassiana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67, 241±246.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 66: 483-492.
- House, H. L. (ed. M. Rockstein), 1965. Insect nutrition (The physiology of insecta). Vol. I. Academic Press, New York. Pp. 769-813.
- Hulme, M. 1995. Resistance by translocated Sitka spruce to damage by *Pissodes strobi* (*Coleoptera: Curculionidae*) related to tree phenology. *J. Econ. Entomol.* 88: 1525-1530.

- Hunter, A. F. and J. S. Elkinton. 2000. Effects of synchrony with host plant on populations of spring-feeding lepidopteran. *Ecology*. 81(5):1248-1261.
- Hunter, M.D. 1990. Differential susceptibility to variable plant phenology and its role in competition between two insect herbivores on oak. *Ecol. Entomol.* 15: 401-408.
- Hunter, M. D. 1992. A variable insect - plant interaction: the relationship between trees budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. *Ecol. Entomol.* 16: 91-95.
- Hunter, M.D., Varley, G.C. and G.R. Gradwell. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. *Ecology*. 94: 9176-9181.
- Klimasewski, J., M. Bernier-Cardou, D. Cyr, R. Alfaro and K. Lewis. 2000. Screening of sitka spruce (*Picea sitchensis*) seedlings for resistance to the white pine weevil in a caging experiment. *Belg. J. Entomol.* 2: 273-286.
- Krischik, V.A. and Denno R.F. 1983. Individual, population, and geographic patterns in plants defense. In eds. R. F. Denno and J. W. McClure. *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, 717p.
- Kozlowski T.T., Kramer, P.J. and S.G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Édité par Academic Press, San diego, CA; Toronto.
- Kurota, H., and M. Shimada. 2002. Geographical Variation in the Seasonal Population Dynamics of *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): Constraints of Temperature and Host Plant Phenology. *Environ. Entomol.* 31(3): 469-475.
- Larsson S. Resistance in trees to insects-an overview of mechanisms and interactions. in Wagner, M.R., Clancy, K.M., Lieutier, F. and T.D. Paine 2002. *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*. Dordrecht; Boston: Kluwer Academic Publishers. 1-29.
- Lavallée, R. et Y. J. Hardy. 1988. Etude en laboratoire du développement de *Choristoneura fumiferana* sur l'*Abies balsamea*, le *Picea glauca* et le *Picea rubens*. *Phytoprotection* 69: 79-86.; 1988.
- Lavallée, R., C. Guertin, J. Morissette et B. Comtois 1990. Observations sur le développement du charançon du pin blanc chez l'épinette de Norvège au Québec. *Revue d'entomologie du Québec* 35: 31-44.
- Lavallée, R. Y. Mauffette and P.J. Albert. 1993 a. Development of the white pine weevil (Coleoptera: Curculionidae) on cut leaders of white pine. *Env. Entomol.* 22: 824-830.
- Lavallée R., Plourde A., Daoust G. et F. Larochelle. 1993 b. Étude de la résistance génétique de l'épinette de Norvège et du Pin blanc au charançon du Pin blanc dans Compte-rendu du colloque sur le charançon du Pin blanc, Ressources Naturelles Canada et Ressources Naturelles Québec 1994.
- Lavallée, R. P. J. Albert and N. N. Kapoor. 1993 c. Techniques for sexing live adults of the white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck (Coleoptera: Curculionidae). *Can. Entomol.* 125: 745-747.
- Lavallée, R. Bonneau G. et C. Coulombe. 1997. Lutte contre le charançon du pin blanc : intervention manuelle et lutte biologique. Feuillelet d'information CFL 28. Sa majesté la Reine du Chef du Canada© Ressources Naturelles Canada, Service Canadien des Forêts., 12p.

- Lawrence, R.K., Mattson, W.J. and R.A. Haack. 1997. White spruce and the spruce budworm :defining the phenological window of susceptibility. *Can. Entomol.* 129: 291-318.
- Legault N. 2005. Performance de ponte du charançon du Pin blanc, *Pissodes strobi* (Peck) en relation avec les changements saisonniers dans la qualité morphologique et chimique de l'écorce de ses hôtes. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal. 56p.
- MacLauchlan, L.E. & J.H. Borden 1995. Discrimination between pine shoots with and without oviposition by *Pissodes terminalis* hopping (*Coleoptera: Curculionidae*). *Can. Entomol.* 127: 267-269.
- Manville, J.F., T.S. Sahota and J. Hollmann. 2004. Geotaxis and phototaxis are not determinant factors for white pine weevil (*Col., Curculionidae*) oviposition location on intact trees and severed treetops. *J. App.Ent.* 128 (5):365- 368.
- Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J. and J. Bohlmann. 2002. Methyl Jasmonate Induces Traumatic Resin Ducts, Terpenoid Resin Biosynthesis, and Terpenoid Accumulation in Developing Xylem of Norway Spruce Stems. *Plant Physiol.* 129: 1003-1018.
- Mattson, W. J. and R. A. Haack. 1987 The role of drought stress in provoking outbreaks In: Barbosa P., Schultz J.C. (eds) *Insect outbreaks*. Academic Press, New York. pp 365-407.
- McKay, S.A.B., Hunter, W.L., Godard, K.A., Wang, S.X., Martin, D.M., Bohlmann, J., Plant, A.L. 2003. Insect attack and wounding induce traumatic resin duct development and gene expression of (-)-pinene synthase in Sitka spruce. *Plant physiology-(Rockville)*. 133 (1):368-378
- McMullen, L. H. 1976. a. Effect of temperature on oviposition and brood development of *pissodes strobi* (*coleoptera: curculionidae*). *Can. Ent.* 108:1167-1172. of phytophagous insects. Academic Press, New York. pp 365-407.
- McMullen, L. H. 1976. b. Spruce weevil damage, ecological basis and hazard rating for Vancouver Island. *Can. For. Ser. BC-X-141*. 7 pp.; 1976.
- Ministère des Forêts et Forêts Canada. 1991. *Insectes et maladies des arbres*, Québec 1990. Service de la protection contre les insectes (Gouvernement du Québec) et les maladies et Centre de foresterie des Laurentides. Québec (Québec). 34 p.
- Ministère des Ressources naturelles, Direction de la conservation des forêts. 2002. *Insectes et maladies des arbres/Portrait statistique/Plantations [en ligne]*. Gouvernement du Québec, Québec (Québec). <http://www.mrn.gouv.qc.ca/fimaq/ima/plan.asp>
- Ministère des Ressources Naturelles et Faune, 2003. *Forêts Privées [en ligne]*. <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/privées/index.jsp>.
- Mopper, S and Simberloff, D. 1995. Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance. *Ecology*. Vol. 76, no. 4, pp. 1233-1241.
- Munro J.S. and J. Churcher. 1998. Damaging agents in OMNR (ed) *A silvicultural guide for the Great Lakes-St.Lawrence conifer forest in Ontario*. section 3.4.8, Ont. Min. Nat. resour. Queen's Printer for Ontario. Toronto. 424p.
- Nault, J.R. and R. I. Alfaro. 2001.Changes in cortical and wood terpenes in Sitka spruce in response to wounding. *Can. J. For. Res.* 31: 1561-1568.

- Nealis V.G. 1998. Population dynamics of the white pine weevil, *Pissodes strobi*, infesting jack pine, *Pinus banksiana*, in Ontario, Canada. *Ecol. Entomol.* 23 (3): 305-313.
- Nicole, M.-C., Lavallée, R., Bause, É., Charest M. and A. Séguin. 2006. Stimulating effect of bark polar fraction from the terminal leader of Norway spruce, *Picea abies*, on white pine weevil, *Pissodes strobi*, feeding and oviposition. *J. Appl. Entomol.* 130(5), 284–289
- Parent, B. 2002. Ressources et industries forestières, portrait statistique édition 2002. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction du développement de l'industrie des produits forestiers. Chapitre 3, Protection des forêts québécoises, 24 p.
<http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissancesstatistiques-complete.jsp>
- Pike, C.C., D.J. Robinson, C.A. Maynard and L.P. Abrahamson. 2003. Evaluating Growth and Resistance of Eastern and Western White Pine to White Pine Weevil and Blister Rust in the Northeast. *North. J. Appl. For.* 20: 19-26.
- Plank, H. and H. D. Gerold. 1965. Evaluating host resistance to the white pine weevil, *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae), using feeding preference tests. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 58(4): 527-532.
- Poulin, J., Lavallée R., Mauffette Y. and D. Rioux, 2006. White pine weevil performances in relation to budburst phenology and traumatic resin duct formation in Norway spruce. *Agricultural and Forest Entomology.* 8, 129–137.
- Pubanz, D.M., Williams, R.L., Congos D.L., and M. Pecore, 1999. Effects of the white pine weevil in well-stocked eastern white pine stands in Wisconsin. *NJAF*: 16: 185-190.
- Redmer, J.S., Wallin, K.F. and K. Raffa. 2001. Effect of host tree seasonal phenology on substrate suitability for the pine engraver (Coleoptera: Scolytidae): Implications for population dynamics and enemy free space. *J. Econ. Entomol.* 94: 844-849.
- Rosner, S. and B. Hannrup 2004. Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway Spruce against bark beetles: environmental and genetic variability. *Forest Ecology and Management*, 200 pp. 77-87.
- Sahota, T.S., J.F. Manville, F.G. Peet, A. Ibaraki, and E. White, 1998 (a). Weevil physiology controls the feeding rates of *Pissodes Strobi* on *Picea Sitchensis*. *Can. Entomol.* 130: 305-314.
- Sahota, T.S., Manville, J.F., Peet, F.G., White, E.E., Ibaraki A.I., and J.R. Nault, 1998 (b). Resistance against white pine weevil: Effects on weevil reproduction and host finding. *Can. Entomol.* 130: 337-347.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaetan Morin Éditeur Ltée, 854p.
- Sheppard C. A. 1990. Influence of host plant, foliar phenology and larval dietary history on *Lymantria dispar* larval nutritional indices. *Entomologia Experimentalis et Applicata* (Historical Archive). Volume 55, Number 3, Pages: 247 - 255.
- Sullivan, C. R. 1961. The effect of weather and the physical attributes of white pine leaders on the behaviour and survival of the white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck, in mixed stands. *Can. Entomol.* 93: 721-741.
- Tomlin, E.S. and J. H. Borden. 1996. Feeding responses of the white pine weevil, *Pissodes*

- strobi* (Peck) (*Coleoptera: Curculionidae*), in relation to host resistance in British Colombia. Can. Entomol. 128: 539 - 549.
- Tomlin, E.S. and J. H. Borden. 1997. Feeding responses of the white pine weevil, *Pissodes strobi* (Peck) (*Coleoptera: Curculionidae*), in relation to host resistance in British Colombia. Can. Entomol. 128: 539 - 549.
- Tomlin, E. S., Antonejevic E., Alfaro R.I. and J.H. Borden. 2000. Changes in volatile terpene and diterpene resin acid composition of resistant and susceptible white spruce leaders exposed to simulated white pine weevil damage. Tree Physiology. 20: 1087-1095.
- Trudel, R., Lavallée R. and É. Bause. 1998. Gonadal development and egg-laying response of female white pine weevils reared on artificial and natural diets. Can. Entomol. 139: 201-214.
- Trudel, R., Lavallée, R., Bause É. and C. Guertin 2002. The effect of cold temperature exposure and long-day photoperiod on the termination of the reproductive diapause of newly emerged female *Pissodes strobi* (*Coleoptera: Curculionidae*). Agr. and Forest Entomol. 4: 301-308.
- vanAkker, L. R. I. Alfaro and R. Brockley. 2004. Effects of fertilization on resin canal defenses and incidence of *Pissodes strobi* attack in interior spruce. Can. J. For. Res. 34: 855-862.
- van Asch M. and M. E. Visser. 2007. Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. Annu. Rev. Entomol. Vol. 52: 37-55.
- VanderSar, T. J. D. 1978. Resistance of western white pine to feeding and oviposition by *Pissodes strobi* Peck in western Canada. J. Chem. Ecol. 4: 641-647.
- VanderSar, T. J. D., and J. H. Borden. 1977. Role of geotaxis and phototaxis in the feeding and oviposition behavior of overwintered *Pissodes strobi*. Environ. Entomol. 6(5): 743-749.
- Warren, J.M., Allen, H.L. and F.L. Booker. 1999. Mineral nutrition, resin flow and phloem phytochemistry in loblolly pine. Tree physiology 19: 655-663.
- Wilkinson, R. C., 1983 Leader and growth characteristics of eastern white pine associated with white pine weevil attack susceptibility. Can. J. For. Res. 13: 78-84.